

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

PROGRAMME EXTENSIONNÉ À

L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC EN ABITIBI-TÉMISCAMINGUE

IMPACT PHYSIOLOGIQUE DES LIENS RACINAIRES CHEZ LE PEUPLIER FAUX-TREMBLE

(*POPULUS TREMULOIDES* MICHX.)

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MATTHIEU BARET

AOÛT 2009

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tous ceux qui ont participé de près ou de loin à ce projet. Dans un premier temps les aides de terrains, Francesca Audet-Gagnon, André-Anne Gagnon, Nadine Guénette, Camille Morin, Philippe Larchevêque et Benjamin Terrier pour leur aide précieuse lors des prises de mesures à l'été 2007 et 2008. Marc Mazerolle, professionnel de soutien pour le CEF à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue pour ses conseils en statistiques, et les étudiants de l'UQAT au campus d'Amos, Lahcen Benomar, Jamal Ichaa et Emilie Tarroux pour leurs conseils et leur amitié. Ce projet n'aurait pas été possible sans le soutien du CRSNG et bien sûr Annie DesRochers, dont les conseils et les encouragements ont permis de mener à bien ce projet.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
CHAPITRE I : INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
1.1 Le drageonnement	2
1.2 Système racinaire partagé.....	6
1.3 Conséquences de la réduction du rapport tige/racine chez le peuplier faux- tremble.....	8
1.4 Expérimentation	9
1.5 Bibliographie	11
CHAPITRE 2 : RÉPONSE PHYSIOLOGIQUE À LA DÉFOLIATION VIA UN LIEN RACINAIRE CHEZ LE PEUPLIER FAUX-TREMBLE (<i>POPULUS TREMULOIDES</i> MICHX.).....	15
2.1 Résumé	16
2.2 Abstract	17
2.3 Introduction	18
2.4 Matériels et méthodes.....	21
2.4.1 Sites d'étude.....	21
2.4.2 Détection des ramets.....	21
2.4.3 Mesures initiales.....	22
2.4.4 Mesures suivant la défoliation.....	22
2.4.5 Analyses en laboratoire	23
2.4.6 Analyses statistiques.....	23

2.5 Résultats	25
2.6 Discussion	33
2.7 Conclusion.....	38
2.8 Bibliographie	39
2.9 Remerciements	43
CHAPITRE III : CONCLUSION GÉNÉRALE.....	44
3.1 Bibliographie	47

LISTE DES FIGURES

Figures	Page
1.1 Schéma de la morphologie d'une racine parentale après drageonnement.....	5
2.1 Évolution de la photosynthèse nette (P_n) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2007.....	26
2.2 Évolution de la photosynthèse nette (P_n) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2008.....	27
2.3 Évolution de la conductance stomatique (G_s) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2007 (a) et à l'été 2008 (b).....	28
2.4 Comparaison de la surface foliaire et de la concentration en sucre des feuilles (C_{sucres}) des ramets non défoliés et défoliés à l'été 2007 (a et b) et à l'été 2008 (c et d).....	30
2.5 Surface foliaire spécifique moyenne des ramets non défoliés des 3 classes et des témoins à l'été 2007 (a) et à l'été 2008 (b).....	31
2.6 Concentration en sucre des feuilles des ramets non défoliés et des témoins à l'été 2007 (a) et 2008 (b).....	32

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
2.1 Caractéristiques morphologiques initiales des couples étudiés selon les classes des ramets non défoliés et défoliés des 4 sites de mesure.....	25

RÉSUMÉ

Chez certaines espèces telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), les arbres sont reliés entre eux par une racine mère due à leur mode de propagation par drageonnement. Ces liens racinaires remettent en question les notions classiques d'individualité des arbres pour l'accès aux ressources et pour la compétition, puisqu'ils permettent les échanges d'eau, de minéraux ou encore d'hydrates de carbone. Le but de cette étude était de démontrer qu'un arbre pouvait influencer la physiologie d'un autre arbre grâce au lien racinaire qui les unit. Pendant les étés 2007 et 2008, des couples de peuplier faux-tremble issus du drageonnement (i.e. 2 ramets reliés par une racine parentale) répartis en trois classes de hauteur (dominante, codominante et supprimée) ont été sélectionnés, puis les ramets situés en position distale par rapport à la racine parentale ont été manuellement défoliés. L'effet de la défoliation sur la photosynthèse, la conductance stomatique, la surface foliaire spécifique (SFS) et la concentration en sucres des feuilles a été mesuré sur les ramets non défoliés. Les résultats montrent que la défoliation d'un arbre a causé une réponse physiologique chez un autre arbre relié par la racine. A l'été 2007, l'effet de la défoliation a été plus important sur les ramets de la classe supprimée, dont la photosynthèse avait augmenté de 17% par rapport aux témoins non défoliés. L'effet était moins important sur les ramets codominants (augmentation de 14%) et dominants (12%). A l'été 2007, la SFS était plus importante pour les ramets supprimés, l'effet de la défoliation étant décroissant pour les classes codominante et dominante. Ce résultat suggère une augmentation plus importante des compétences photosynthétiques des ramets supprimés par rapport à ceux des autres classes de hauteur. À l'été 2008, aucun effet de la défoliation n'a été observé, probablement dû à des conditions d'humidité élevées résultant en des valeurs de conductance stomatique beaucoup plus élevées qu'en 2007 (+55%). Sous de fortes conditions d'humidité, la conductance hydrique foliaire ne limite pas la conductance stomatique, donc le taux d'assimilation du CO₂ était probablement à son maximum d'où l'absence d'augmentation du taux de photosynthèse. La concentration en sucres était identique pour les trois classes par rapport aux témoins pour les 2 années d'étude. Ce résultat indique que l'effet de la défoliation interviendrait surtout au niveau des compétences photosynthétiques des feuilles et non au niveau énergétique. Cette étude montre que les arbres peuvent interagir physiologiquement à travers les liens racinaires. La présence de liens racinaires devrait ainsi être considérée dans la dynamique de tels peuplements.

Mots-clés : *défoliation, drageons, peuplier faux-tremble, photosynthèse, lien racinaire, surface foliaire spécifique*

CHAPITRE I

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) est l'espèce d'arbre la plus largement distribuée et la plus importante en terme de biomasse de la forêt boréale canadienne (Bradshaw *et al.*, 2000 ; Hogg *et al.*, 2002a). La biologie du peuplier a été intensivement étudiée (Bradshaw *et al.*, 1996) à cause de son importance écologique et économique. En effet, la croissance rapide du peuplier faux-tremble lui confère un intérêt très important dans l'industrie du bois depuis ces 15 dernières années (Peterson et Peterson, 1992). Le peuplier faux-tremble joue un rôle crucial dans la recolonisation des territoires après perturbation grâce à sa régénération rapide et dans le maintien de la diversité des écosystèmes, fournissant habitats et nourriture pour de nombreuses espèces animales. Le peuplier est aussi reconnu comme étant un excellent modèle expérimental, que ce soit en génétique, en physiologie, ou encore dans les interactions hôtes-pathogènes et hôtes-insectes à cause de son mode de propagation par drageonnement qui peut produire de grands clones (peuplement d'individus génétiquement identiques) (Bradshaw *et al.*, 1996).

Ce mode de reproduction végétative permet le développement de nouvelles tiges (ou ramets) à partir d'une racine mère d'un peuplement résiduel, assurant ainsi sa régénération rapide. Traditionnellement, les arbres sont considérés comme indépendants les uns des autres et sont ainsi en compétition pour les ressources. Cependant, grâce à la racine mère, les drageons qui se développent peuvent partager des éléments tel que l'eau, les éléments minéraux ou encore les hydrates de carbone nécessaires à leur croissance initiale (Zahner et DeByle, 1965). Si des ramets partagent des substances, ils pourraient donc communiquer entre eux, et ne devraient plus être considérés comme des entités discrètes où la compétition pour l'eau et la lumière seraient, par exemple, le principal facteur affectant la dynamique de ces peuplements.

1.1 Le drageonnement

Suite à une perturbation majeure (feux, coupe totale, épidémie d'insectes, etc.), le drageonnement du système racinaire des arbres tués par la perturbation s'initie rapidement et abondamment. Par exemple, après une coupe totale d'un peuplement de peupliers de 7 hectares dans le sud-ouest du Colorado, le drageonnement a permis d'observer, seulement après 1 an, une densité de 76 600 drageons par hectare, alors que la densité s'élevait à 2500 drageons dans un peuplement non coupé (Crouch, 1983). Plusieurs études ont ainsi confirmé ce drageonnement abondant qui peut former de 50 000 à 100 000 tiges par hectare (Bella, 1986; Brais *et al.*, 2004). Les drageons qui se développent ont pour origine les primordia (tissus cellulaires à leur premier stade de développement visible) qui sont formés à partir des cellules méristématiques de l'assise subéro-phellodermique du cambium racinaire, cambium situé à la périphérie de la racine et responsable de la mise en place des tissus externes comme le liège ou le phelloderme (Schier, 1973). De nombreux progrès ont été faits dans la compréhension des facteurs physiologiques et environnementaux qui contrôlent la dynamique du drageonnement, de l'initiation à la croissance des drageons (Frey *et al.*, 2003). L'initiation des drageons est en partie sous contrôle hormonal, régulée par le rapport de deux hormones (Hicks, 1972) :

- l'auxine, produite par les tissus aériens (au niveau des bourgeons) qui a pour effet d'inhiber le drageonnement et d'activer la croissance racinaire. Son action serait indirecte, agissant en interaction avec d'autres hormones telles que l'éthylène (Ahmad *et al.*, 1987).
- La cytokinine, produite aux extrémités des racines en croissance, permet quant à elle l'initiation du développement de la partie aérienne en contrecarrant l'effet de l'auxine.

Les peuplements non perturbés ne drageonnent pas, ou presque, jusqu'à ce que deux processus importants favorisent l'initiation des drageons (Perala, 1978): premièrement, le drageonnement est inhibé par la dominance apicale (Farmer, 1962), processus physiologique qui limite le développement des bourgeons latéraux au profit du bourgeon apical de la tige. Or, après une perturbation, la dominance apicale est fortement réduite. La partie aérienne étant supprimée (tuée), un déséquilibre hormonal se produit : le taux d'auxine diminue par rapport au taux de cytokinine, initiant ainsi le processus de drageonnement. Le second facteur qui favorise l'initiation des drageons est la température du sol qui augmente généralement après une perturbation (Frey *et al.*, 2003), favorisant la dégradation de l'auxine (Schier *et al.*,

1985) et la production de la cytokinine au niveau des racines (Hungerford, 1988). Ainsi, le déséquilibre du rapport auxine/cytokinine est accentué par l'augmentation de la température du sol permettant l'initiation des drageons.

La croissance des drageons nouvellement formés va également dépendre de nombreux facteurs physiologiques et environnementaux :

- La température du sol est un facteur déterminant dans les premières phases de la croissance (Schier et Zasada, 1973). Une faible température diminue la capacité racinaire à puiser l'eau (Wan *et al.*, 1999) et réduit la croissance des jeunes peupliers.
- Les nutriments, dont la disponibilité pour les ramets augmente après un feu. Le feu permet en effet d'accélérer le recyclage des nutriments (les matières fibreuses du bois se décomposent lentement, les cendres contiennent les éléments nutritifs nécessaires à la croissance des ramets). Chez le peuplier faux-tremble, le calcium est le nutriment qui a reçu le plus d'attention (Frey *et al.*, 2003). Le peuplier accumule une grande quantité de calcium dans sa biomasse (Alban, 1982) et est plus productif sur un sol riche en calcium (Perala, 1990)
- Les hydrates de carbone non structuraux (H.C.N.S.), réserves de glucides, représentent au niveau des racines l'énergie disponible pour la croissance de la plante, mais n'interviennent pas dans l'initiation des drageons (Tew, 1970). Il n'y a par contre aucun doute quant à leur rôle sur le développement de ceux-ci : leur croissance est fortement corrélée avec la concentration en hydrates de carbone de la racine parentale (Landhäusser et Lieffers, 2002). La concentration en hydrates de carbone des racines peut varier en fonction des clones, des sites et de l'âge du peuplement (Schier et Johnston, 1971). Cette concentration varie également tout au long de l'année, régulée par les changements de saison (Landhäusser et Lieffers, 2003), la distribution et l'utilisation des métabolites issus de la photosynthèse pour la croissance (Hansen, 1967 ; Larson et Gordon, 1969), et par la respiration racinaire (DesRochers *et al.*, 2002), plus ou moins importante selon les saisons. Au printemps et tôt dans l'été, les réserves en hydrates de carbone sont utilisées pour la croissance des tiges et des feuilles, une faible concentration est ainsi observée dans les racines (DesRochers *et al.*, 2002). La concentration en hydrates de carbone augmente au cours de l'été (le pic de H.C.N.S. observé dans les racines se situe aux alentours du 1^{er} septembre) dû à l'arrêt de

l'élongation de la partie aérienne et des feuilles. Une fois ce pic observé, la concentration en H.C.N.S. diminue à cause de la croissance des racines en automne (DesRochers *et al.*, 2002; Landhäusser et Lieffers, 2003). Chez le peuplier faux-tremble, la variation de la concentration en hydrates de carbone selon les périodes de l'année diffère du schéma classique des espèces à feuilles caduques, où la concentration est maximale en automne et minimale après l'éclosion des bourgeons (Siminovitch, 1981). La faible concentration observée en automne serait due à la croissance racinaire et à un fort taux de respiration racinaire (DesRochers *et al.*, 2002).

Les hydrates de carbone présents dans la racine mère permettent aux drageons d'assurer leur croissance initiale; ceux-ci dépendent donc fortement de la racine parentale pour leur croissance et cela au moins pendant 25 ans après le drageonnement (Zahner et DeByle, 1965). Contrairement à Sandberg (1951 dans Schier, 1982) qui suggérait qu'au bout d'une saison de croissance les drageons n'étaient plus dépendants de la racine parentale à cause du développement de racines indépendantes, la racine parentale continue à jouer un rôle tout au long de la vie du peuplier faux-tremble. En effet, les connexions racinaires ne disparaissent pas avec l'âge (DeByle, 1964 ; DesRochers et Lieffers, 2001a) et même après avoir développé leur propres racines, les peupliers faux-trembles restent connectés à la racine parentale et sont toujours interconnectés entre eux (DesRochers et Lieffers, 2001a). Cependant, l'importance la racine parentale pour la croissance diminuerait à mesure que de nouvelles racines sont produites et que les plus grosses racines meurent (Zahner et DeByle, 1965).

Les drageons qui se développent sur la racine mère alimentent la racine mère qui continue de s'allonger (figure 1.1).

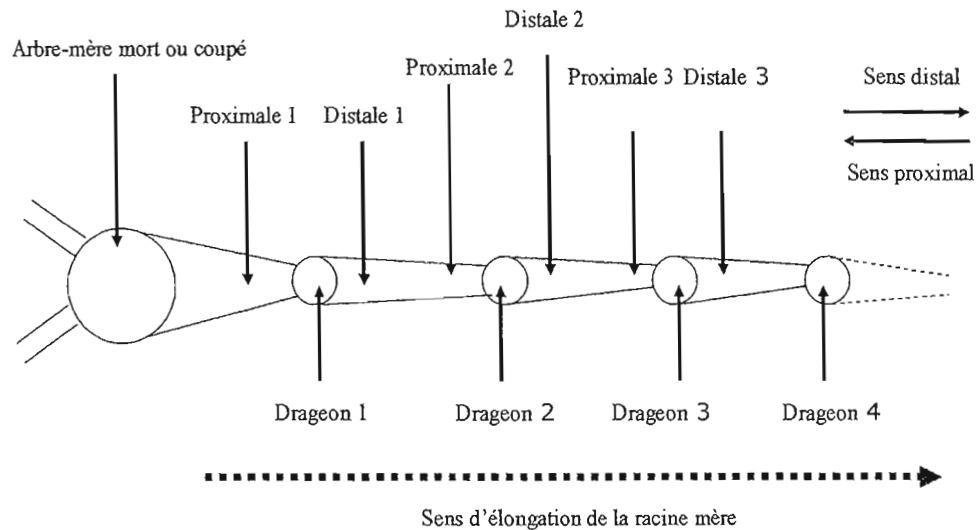


Figure 1.1 Schéma de la morphologie d'une racine parentale après drageonnement

Lorsque les drageons se développent, leur croissance va modifier la morphologie de la racine mère. Un drageon aura une partie distale et une partie proximale de la racine-mère, ceci étant relatif à chaque drageon : la partie distale de l'un sera la partie proximale de l'autre. La différence morphologique entre ces deux parties de la racine-mère vient du fait que la partie distale croît plus vite que la partie proximale, car les jeunes peupliers développent la continuité vasculaire (formation d'un cambium et d'un système vasculaire secondaire) avec la racine-mère du côté distal des drageons (Brown, 1935). De plus, la partie distale joue un rôle plus important que la partie proximale pour la croissance radiale et en hauteur des peupliers (Zahner et DeByle, 1965). Si la partie distale de la racine mère d'un ramet était coupée, la croissance était plus réduite que si c'était la partie proximale. La partie distale d'un ramet étant la partie proximale d'un autre ramet relié et vice-versa, le fait qu'un ramet utilise peu la partie proximale de la racine pour sa croissance suggère qu'il y a une faible compétition entre les ramets connectés.

1.2 Système racinaire partagé

Chez le peuplier faux-tremble, la biomasse racinaire des arbres matures laissée sous terre après perturbation est très élevée par rapport à la biomasse aérienne des drageons et représente donc un coût énergétique élevé pour le nouveau peuplement. DesRochers et Lieffers (2001b) ont d'ailleurs démontré que des jeunes peuplements issus du drageonnement avaient une densité et une surface foliaire suffisamment élevées pour maintenir en vie le système racinaire résiduel. La photosynthèse doit, par conséquent, produire assez de glucides qui serviront notamment à la croissance et à l'entretien de cette partie racinaire.

La photosynthèse est le processus qui permet aux plantes de produire de l'énergie (sous forme de glucides) à partir de la lumière et d'une source de carbone non organique (CO_2) au niveau des chloroplastes des feuilles (Pessaraki, 2005). Ces glucides, synthétisés à la fin de la photosynthèse par le cycle de Calvin, sont transportés par les tubes criblés du phloème vers les organes puits. La respiration au niveau des tissus cellulaires utilise ces substances organiques pour leur croissance et leur fonctionnement, où elles seront mises en réserves sous forme d'hydrates de carbone non structuraux (par exemple l'amidon) pour être utilisées plus tard. Chez les arbres, et en particulier chez le peuplier faux-tremble où la biomasse racinaire est élevée, la respiration racinaire consomme une grande partie de la production primaire nette. Cette respiration racinaire se divise en deux composantes : une respiration de croissance et une d'entretien. Cette dernière, qui permet aux cellules et aux tissus racinaires de rester vivants, utilise beaucoup d'hydrates de carbone. Ainsi, si trop d'arbres sont supprimés du système racinaire communautaire après une perturbation, le rapport racine/tige augmente. La biomasse racinaire deviendrait donc trop élevée par rapport à la partie aérienne qui ne pourrait plus fournir assez de sucres afin d'assurer en même temps la croissance des tiges ainsi que l'entretien et la croissance du système racinaire. Un déséquilibre du rapport racine/tige aurait ainsi des conséquences en termes de survie et de croissance sur l'ensemble des arbres partageant un système racinaire communautaire.

Les arbres qui partagent un système racinaire sont donc interconnectés entre eux ; cela va notamment permettre le transfert entre ces arbres d'éléments tels que l'eau, les minéraux ou encore d'hydrates de carbone (Kuntz et Riker, 1955). Cependant, le partage d'un système racinaire communautaire n'est pas forcément bénéfique pour la croissance et la survie des

arbres : le système racinaire peut également propager des herbicides, des pathogènes et des microorganismes entre les différents arbres (Kuntz et Riker, 1955). En injectant un colorant à plusieurs tiges de peuplier faux-tremble, DeByle (1964) a démontré que ce colorant était transféré dans de nombreux ramets, grâce à la racine parentale faisant le lien entre ceux-ci. Le transfert se faisait aussi bien entre des ramets âgés de 6 ans qu'entre des ramets âgés de 40 ans. Les connexions racinaires ne disparaissent pas avec l'âge et sont toujours fonctionnelles (DesRochers et Lieffers, 2001a). La direction du transport serait influencée par la position dans la canopée du ramet: si du colorant était injecté dans une tige d'un ramet supprimé, il n'y avait pas autant de ramets récepteurs que si le colorant était injecté dans une tige d'un ramet dominant (DeByle, 1964). L'efficacité de translocation des ramets supprimés serait plus faible par rapport aux ramets dominants, la conductance de la cime étant plus élevée pour des gros arbres à cause d'une évapotranspiration plus élevée (Martin *et al.*, 1997). Par conséquent, moins de colorant peut être transporté vers les racines et le système racinaire parental.

Le peuplier faux-tremble fait également partie des 150 espèces d'arbres qui peuvent former des greffes racinaires, qui sont l'union de deux racines de deux arbres différents (Bormann et Graham, 1966). Les greffes avec d'autres arbres permettent aussi le transport de substances et la direction du transport serait également influencée par la position dans la canopée des arbres reliés (Eis, 1972). L'influence des greffes racinaires sur la croissance des arbres dépend également du rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire : si un arbre dominant était coupé et qu'il ne restait qu'un arbre supprimé, le taux de croissance de celui-ci diminuait car la souche coupée puisait trop d'énergie (Eis, 1972). De plus, lorsque les relations de dominance changent, un changement du sens de transfert de substances est possible : un arbre supprimé pouvait transférer des substances à la souche d'un arbre coupé qui était dominant (Eis, 1972). L'arbre supprimé était devenu dominant par rapport à la souche, entraînant un changement dans le sens du transport.

L'importance écologique des liens racinaires est donc à considérer dans la dynamique de peuplements qui utilisent un système racinaire communautaire. Si un stress touche un des arbres et que les relations de dominance entre les arbres changent, l'impact sur les autres

arbres reliés pourrait être important en termes de survie et de croissance à cause de ce lien racinaire. Les arbres pourraient ainsi être physiologiquement dépendants les uns des autres.

1.3 Conséquences de la réduction du rapport tige/racine chez le peuplier faux-tremble

La réduction du rapport tige/racine peut être causée par des traitements sylvicoles (ex. éclaircie), des feux de forêts ou encore des épidémies d'insectes. En théorie, l'éclaircie consiste à couper certains arbres d'un peuplement (par exemple ceux en mauvaise santé ou encore commercialement non profitables), afin d'augmenter la disponibilité des ressources pour les arbres résiduels et ainsi augmenter leur croissance. Dans des peuplements avec un système racinaire communautaire, un tel traitement diminuerait le rapport tige/racine à cause du système racinaire résiduel qui reste présent même si les tiges sont enlevées. Le partage d'un système racinaire pourrait être une des raisons pour lesquelles les effets observés de l'éclaircie dans les peuplements de peuplier faux-tremble sont contradictoires (Peterson et Peterson, 1992). Alors que des auteurs avaient trouvé un effet bénéfique de l'éclaircie sur la croissance des peupliers faux-trembles (Hubbard, 1972 ; Perala, 1977), d'autres n'ont pas trouvé de gains de volume (Schlaegel, 1972 ; Bickerstaff, 1946). Bella et Yang (1971) ne recommandent pas l'éclaircie, notamment à cause de l'auto-éclaircie rapide des jeunes peuplements de peupliers faux-tremble.

Les épidémies d'insectes sont également un facteur important de la diminution de la biomasse aérienne. En défoliant les arbres, des insectes tels que la livrée des forêts (*Malacosoma disstria* Hübner), peuvent réduire significativement la croissance si elles interviennent sur plusieurs années (Hogg *et al.*, 2002a) et rendent également les peuplements plus vulnérables aux attaques par d'autres pathogènes (Churchill *et al.*, 1964). Les conséquences morphologiques et physiologiques de la défoliation sur le peuplier faux-tremble sont multiples : production de feuilles plus grandes, réduction des réserves en hydrates de carbone, augmentation de la photosynthèse dans les feuilles nouvellement produites (Bassman et Dickmann, 1982) et résiduelles (Hart *et al.*, 2000). Il peut également y avoir production de cernes de croissance caractéristiques (Hogg *et al.*, 2002a), ou encore entraîner une diminution de la croissance en hauteur des arbres (Reichenbacker *et al.*, 1996).

La défoliation peut également provoquer une diminution de la croissance radiale et un retard de croissance si celle-ci est sévère et a lieu sur plusieurs années (Hogg *et al.*, 2002b). De plus, une défoliation au printemps est la pire pour le peuplier : il utilisera ses réserves pour sa croissance printanière, ayant pour conséquence une difficulté à reconstituer ses réserves (Kaitaniemi *et al.*, 1999). Hart *et al.* (2000) ont démontré qu'après une forte défoliation, une augmentation de la conductance stomatique et une photosynthèse compensatoire des feuilles résiduelles était observée au bout de huit jours. La photosynthèse compensatoire est l'augmentation du taux de photosynthèse d'un arbre partiellement défolié, comparé à un arbre non défolié sur un feuillage du même âge (Nowak et Caldwell, 1984). Cependant, si 50% des feuilles étaient enlevées dans l'étude de Hart *et al.* (2000), la photosynthèse compensatoire était plus forte qu'à 98% de défoliation. Ce résultat suggère une limite à la mise en place d'une photosynthèse compensatoire qui pourrait être due à une contrainte physique : à 50% de défoliation, les stomates étaient peut-être ouverts au maximum. La plasticité des feuilles à augmenter leur photosynthèse serait donc limitée. Les auteurs se sont également intéressés à un facteur important intervenant dans cette réponse, le déficit de pression de vapeur (VDP) qui représente la différence entre l'humidité de l'air ambiant et l'humidité théorique quand l'air est saturé en eau. Ce facteur augmente ou inhibe la capacité des feuilles à transpirer. Par exemple, sous un fort VDP (l'atmosphère est sèche), la conductance stomatique est plus faible que sous un faible VDP : le taux d'assimilation du CO₂ est par conséquent plus faible. Un fort VDP pourrait avoir de sérieuses implications sur la productivité du peuplier si le climat devenait plus chaud (Hart *et al.*, 2000).

1.4 Expérimentation

Le partage d'un système racinaire remet en cause les théories classiques qui considèrent les arbres en compétition les uns avec les autres. L'interconnexion racinaire favoriserait un partage des ressources qui pourrait avoir des répercussions notamment sur les techniques sylvicoles actuelles. Par exemple, alors qu'une éclaircie devrait augmenter la croissance des arbres résiduels (disponibilité des ressources plus importante), leur croissance pourrait être réduite, du moins temporairement, si ils ne peuvent pas augmenter leur photosynthèse afin d'assurer les besoins d'une respiration racinaire plus élevée pour une même quantité de

feuillage. De plus, si des arbres sont inter- connectés, cela pourrait impliquer que les arbres interagissent et peuvent dépendre de leur voisin. Les liens racinaires pourraient ainsi permettre de déclencher une réponse physiologique chez un arbre inter-relié. Le système serait ainsi capable, par exemple, d'apporter les ressources nécessaires à un arbre moins vigoureux que les autres, ou au contraire d'accélérer la mort d'un des arbres à cause d'un voisin dominant qui puiserait les ressources plus rapidement. Ainsi, le lien racinaire permettrait au système de répondre aux stress environnementaux en temps qu'unité de réponse et non à l'échelle de l'individu. Jusqu'à un certain niveau de stress, le lien racinaire permettrait de tempérer les conséquences physiologiques de ce stress. Cependant, si trop d'arbres sont touchés, le lien ne ferait qu'accélérer la mort du peuplement. Le chapitre 2 de ce mémoire présente les résultats d'une expérience de défoliation réalisée sur des couples de jeunes peupliers faux-tremble inter-reliés par des racines parentales. L'objectif de l'étude était de démontrer qu'un arbre pouvait influencer la physiologie d'un autre grâce au lien racinaire qui les unit. La première hypothèse était que la défoliation d'un ramet pourrait déclencher une réponse physiologique chez un ramet non défolié mais relié avec le ramet défolié par une racine. Cela se traduirait par exemple par la mise en place d'une photosynthèse compensatoire (Nowak et Caldwell, 1984) chez le ramet non défolié pour compenser la perte d'activité photosynthétique du ramet défolié. La seconde hypothèse était que cette réponse à la défoliation allait dépendre de la classe de taille des ramets défoliés et non défoliés. Plus le déséquilibre entre la biomasse aérienne (feuilles) et la biomasse racinaire serait important, plus les arbres non défoliés devraient augmenter leur photosynthèse afin de compenser la perte d'activité photosynthétique des ramets défoliés. Des paramètres physiologiques (photosynthèse et concentration en sucres, entre autres) ont été mesurés sur un peuplier dont le voisin avait été totalement défolié, et cela sur 4 sites après coupe dans la région de l'Abitibi-Témiscamingue (Québec, Canada). Le chapitre 3 présente les conclusions générales de l'étude.

1.5 Bibliographie

- Alban, D.H. 1982. Effects of nutrient accumulation by aspen, spruce, and pine on soil properties. *Soil Science Society American Journal*, vol. 46, p. 853-861.
- Ahmad, A., A.S. Andersen et K. Engvild. 1987. Rooting, growth and ethylene evolution of pea cutting in response to chloroindole auxins. *Plant Physiology*, vol. 69, p. 137-140.
- Bassman, J.H. et D.I. Dickmann. 1982. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus×euramericana* plants. I. Photosynthetic physiology, growth, and dry weight partitioning. *Forest Science*, vol. 28, p. 599-612.
- Bella, I.E. 1986. Logging practices and subsequent development of aspen stands in east-central Saskatchewan. *Forestry Chronicle*, vol. 62, p. 81-83.
- Bella, I.E. et R.C. Yang. 1991. Should we thin young aspen stands? *In: Aspen management for the 21st century*, sous la dir. de S. Navratil et P. B. Chapman, p. 135-139. Edmonton (Alberta): Forestry Canada.
- Bradshaw, H.D., R., Ceulemans, J., Davis et R., Stettler. 2000. Emerging Model Systems in Plant Biology: Poplar (*Populus*) as a Model Forest Tree. *Journal of Plant Growth Regulation*, vol. 19, p. 306-313.
- Bradshaw, H.D., P.E., Heilman, T.M., Hinckley et R. F., Stettler. 1996. *Biology of Populus and its implications for management and conservation*, Ottawa: NRC Research Press, 542 p.
- Brais, S., B.D. Harvey, Y. Bergeron, C. Messier, D.F. Greene, A. Belleau et D. Paré. 2004. Testing forest ecosystem management in boreal mixewoods of northwestern Quebec : initial response of aspen stands to different levels of harvesting. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 34, no 2, p. 431-446.
- Bickerstaff, A. 1946. The effect of thinning upon the growth and yield of aspen stands. Ottawa (Ont.): Canadian Department of Mines and Research Dominion Forest Services, Silvicultural Res. Note No. 80, 30 p.
- Brown, A.B. 1935. Cambial activity root habit and sucker shoot development in two species of poplar. *New Phytologist*, vol. 34, p. 163-179.
- Bormann, F.H. et B.F.Jr. Graham. 1966. Natural root grafts. *The Botanical Review*, vol. 32, p. 255-292.
- Churchill, G.B., H.H. John, D.P. Duncan et A. C. Hodson. 1964. Long-term effects of defoliation of aspen by the forest tent caterpillar. *Ecology*, vol. 45, p. 630-633.
- Crouch, G.L. 1983. Aspen regeneration after commercial clearcutting in southwestern Colorado. *Journal of Forestry*, vol. 83, no 55, p. 316-319.

- DesRochers, A., S.M. Landhäusser et V.J. Lieffers. 2002. Coarse and fine root respiration in aspen (*Populus tremuloides*). *Tree Physiology*, vol. 22, p. 725-732.
- DesRochers, A. et V.J. Lieffers. 2001a. The coarse-root system of mature aspen (*Populus tremuloides*) in declining stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, vol. 12, p. 355-360.
- DesRochers, A. et V.J. Lieffers. 2001b. Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, p. 1012-1018.
- DeByle, N.V. 1964. Detection of functional intracloonal aspen root connections by tracers and excavation. *Forest Science*, vol. 10, p. 386-396.
- Eis, S. 1972. Root Grafts and their Silvicultural Implications. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 2, p. 111-120.
- Farmer, R.E. 1962. Aspen root sucker formation and apical dominance. *Forest Science*, vol. 8, p. 403-410.
- Frey, B.R., V.J. Lieffers, S.M. Landhäusser, P.G. Comeau et K.J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, p. 1169-1179.
- Hansen, P. 1967. 14C- Studies on apple trees. III. The influence of season on storage and mobilization of labelled compounds. *Plant Physiology*, vol. 20, p. 1103-1111.
- Hart, M., E.H. Hogg et V.J. Lieffers. 2000. Enhanced water relations of residual foliage following defoliation in *Populus tremuloides*. *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, p. 583-590.
- Hicks, R.R.Jr. 1972. The aspen rooting test: a new bioassay. *Forest Science*, vol. 18, p. 21-22.
- Hogg, E.H., J.P. Brandt et B. Kochtubajda. 2002a. Growth and dieback of aspen forests in northwestern Alberta, Canada, in relation to climate and insects. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, p. 823-832.
- Hogg, E.H., M. Hart et V.J. Lieffers. 2002b. White tree rings formed in trembling aspen saplings following experimental defoliation. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 32, p. 1929-1934.
- Hubbard, J.W. 1972. Effects of thinning on growth and yield. *In: Proc. Aspen symposium, Report NC-1*, p. 126-130. St Paul (Minnesota): United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.

- Hungerford, R.D. 1988. Soil temperatures and suckering in burned and unburned aspen stands in Idaho. Odgen (Utah): United States Department of Agriculture Forest Service Research Note INT-378, 6 p.
- Kaitaniemi, P., S. Neuvonen et T. Nyysönen. 1999. Effects of cumulative defoliations on growth, reproduction, and insect resistance in mountain birch. *Ecology*, vol. 80, no 2, p. 524-532.
- Kuntz, J.E. et A.J. Riker. 1955. The use of radioactive isotope to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients and disease inducing organisms. *In: Proceedings International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy*. New York (USA), p. 141-146.
- Landhäusser, S.M. et V.J. Lieffers. 2002. Leaf area renewal, root retention and carbohydrates reserves in a clonal tree species following above ground disturbance. *Journal of Ecology*, vol. 90, p. 561-568.
- Landhäusser, S.M. et V.J. Lieffers. 2003. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees: Structure and Function*, vol. 17, p. 471-476.
- Larson, P.R. et J.C. Gordon. 1969. Leaf development, photosynthesis, and ¹⁴C distribution in *Populus deltoides* seedlings. *American Journal of Botany*, vol. 56, p. 1058-1066.
- Martin, T.A., K. J. Brown, J. Cermák, R. Ceulemans, J. Kucera, F.C. Meinzer, J.S. Rombold, D.G. Sprugel et T.M. Hinckley. 1997. Crown conductance and tree and stand transpiration in a second-growth *Abies amabilis* forest. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 27, p. 797-208.
- Nowak, R.S. et M.M. Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, vol. 61, p. 311-318.
- Perala, D.A. 1977. Manager's handbook for aspen in the north central states. St Paul (Minnesota): United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 30 p.
- Perala, D.A. 1978. Aspen sucker production and growth from outplanted root cuttings, Report NC-36. St Paul (Minnesota): United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 4 p.
- Perala, D.A. 1990. *Populus tremuloides* Michx.: quaking aspen. *In: Silvics of North America*, vol. 2, sous la dir. de R. M. Burns et B. H. Honkala, p. 555-569. Washington (USA): United States Department of Agriculture, Forest Service.
- Pessarakli, M. 2005. Handbook of Photosynthesis. Boca Raton (USA): CRC Press, 928 p.

- Peterson, E.B. et N.M. Peterson. 1992. Ecology, Management and use of aspen and basalm poplar in the Prairie Provinces, Canada, Special Report 1. Edmonton (Alberta): Forestry Canada, Northern Forestry Centre, 252 p.
- Reichenbacker, R.R., R.C. Schultz et E.R. Hart. 1996. Artificial defoliation effect on *Populus* growth, biomass production and total nonstructural carbohydrate concentration. *Environmental Entomology*, vol. 25, p. 632-642.
- Schlaegel, B.E. 1972. Growth and yield of managed stands. *In*: Proc. Aspen symposium, Report NC-1, p. 109-112. St Paul (Minnesota): United States of Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Schier, G.A. 1973. Origin and development of aspen root suckers. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 3, p. 45-53.
- Schier, G.A. et R.S. Johnston. 1971. Clonal variation in total non-structural carbohydrates of trembling aspen roots in three Utah areas. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 1, p. 252-255.
- Schier, G.A et J.C. Zasada. 1973. Role of Carbohydrate Reserves in the development of Root Suckers in *Populus tremuloides*. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 3, p. 243-250.
- Schier, G.A. 1982. Sucker regeneration in some deteriorating Utah aspen stands: development of independent root systems. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 12, p. 1032-1035.
- Schier, G.A., J.R. Jones et R.P. Winokur. 1985. Vegetative regeneration. *In*: Aspen: Ecology and Management in the Western United States, sous la dir. de N. V. DeByle et R. P. Winokur, p. 29-33. Fort Collins (Colorado): United States Department of Agriculture.
- Siminovitch, D. 1981. Common and disparate elements in the processes of adaptation of herbaceous and woody plants to freezing- a perspective. *Cryobiology*, vol. 18, p. 166-185.
- Tew, R.K. 1970. Root carbohydrate reserves in vegetative reproduction of aspen. *Forest Science*, vol. 16, p. 318-320.
- Wan, X., S.M. Landhäusser, J.J. Zwiazek et V.J. Lieffers. 1999. Root water flow and growth of aspen (*Populus tremuloides*) at low root temperatures. *Tree Physiology*, vol. 19, p. 879-884.
- Zahner, R. et N.V. DeByle. 1965. Effect of pruning the parent root on growth of aspen suckers. *Ecology*, vol. 46, p. 373-375.

CHAPITRE 2

RÉPONSE PHYSIOLOGIQUE À LA DÉFOLIATION VIA UN LIEN RACINAIRE CHEZ LE PEUPLIER FAUX-TREMBLE (*POPULUS TREMULOIDES* MICHX.)

Matthieu Baret et Annie DesRochers¹ Ph.D.

¹Correspondance :

Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, Campus d'Amos

Chaire industrielle CRSNG-UQAT-UQAM en aménagement forestier durable,

341 rue Principale Nord, Amos, Qc, J9T 2L8, Canada

Tél : 819-732-8809 # 8327, Téléc : 819-732-8805

Courriel : Annie.Desrochers@uqat.ca

2.1 Résumé

Chez certaines espèces telles que le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.), les arbres sont reliés entre eux par une racine mère due à leur mode de propagation par drageonnement. Ces liens racinaires remettent en question les notions classiques d'individualité des arbres pour l'accès aux ressources et pour la compétition, puisqu'ils permettent les échanges d'eau, de minéraux ou encore d'hydrates de carbone. Le but de cette étude était de démontrer qu'un arbre pouvait influencer la physiologie d'un autre arbre grâce au lien racinaire qui les unit. Pendant les étés 2007 et 2008, des couples de peuplier faux-tremble issus du drageonnement (i.e. 2 ramets reliés par une racine parentale) répartis en trois classes de hauteur (dominante, codominante et supprimée) ont été sélectionnés, puis les ramets situés en position distale par rapport à la racine parentale ont été totalement défoliés. L'effet de la défoliation sur la photosynthèse, la conductance stomatique, la surface foliaire spécifique (SFS) et la concentration en sucres des feuilles a été mesuré sur les ramets non défoliés. Les résultats montrent que la défoliation d'un arbre a causé une réponse physiologique chez un autre arbre relié par la racine. À l'été 2007, l'effet de la défoliation a été plus important sur les ramets de la classe supprimée, dont la photosynthèse avait augmenté de 17% par rapport aux témoins non défoliés. L'effet était moins important sur les ramets codominants (augmentation de 14%) et dominants (12%). À l'été 2007, la SFS était plus importante pour les ramets supprimés, l'effet de la défoliation étant décroissant pour les classes codominante et dominante. Ce résultat suggère une augmentation plus importante des compétences photosynthétiques des ramets supprimés par rapport à ceux des autres classes de hauteurs. À l'été 2008, aucun effet de la défoliation n'a été observé, probablement dû à des conditions d'humidité élevées résultant en des valeurs de conductance stomatique beaucoup plus élevées qu'en 2007 (+55%). Sous de fortes conditions d'humidité, la conductance hydrique foliaire ne limite pas la conductance stomatique, donc le taux d'assimilation du CO₂ était probablement à son maximum d'où l'absence d'augmentation du taux de photosynthèse. La concentration en sucres était identique pour les trois classes par rapport aux témoins pour les 2 années d'étude. Ce résultat indique que l'effet de la défoliation interviendrait surtout au niveau des compétences photosynthétiques des feuilles et non au niveau énergétique. Cette étude montre que les arbres peuvent interagir physiologiquement à travers les liens racinaires. La présence de liens racinaires devrait ainsi être considérée dans la dynamique de tels peuplements.

Mots-clés : *défoliation, drageons, peuplier faux-tremble, photosynthèse, lien racinaire, surface foliaire spécifique*

2.2 Abstract

In some species like aspen (*Populus tremuloides* Michx.), trees are interconnected through their root system due to their regeneration mode by root suckering. These root connections challenge classic notions of forest dynamics that assume that trees are individuals competing for resources, because root connections allow trees to share water, minerals and carbohydrates. The purpose of this study was to demonstrate that a tree can influence the physiology of another one through a root connection. In summers 2007 and 2008, pairs of aspen suckers (i.e. 2 suckers connected by a parental root) were selected and divided into 3 height classes (dominant, codominant, suppressed). Suckers distally positioned on the parental root were manually defoliated. The effect of defoliation on photosynthesis, stomatal conductance, specific leaf area (SLA) and sugar content of the leaves were then measured on the suckers that were not defoliated. Results show that the defoliation caused a physiological response on the interconnected tree. In summer 2007, the defoliation had a greater effect on the suppressed suckers, for which the photosynthesis increased by 17% compared to the control. The effect was less important on codominant (14% increase) and dominant (12%) trees. SLA was higher for suppressed trees, and the effect of defoliation on SLA was lower for the codominant and dominant trees. This suggests that the defoliation caused a larger increase of photosynthetic capacity of the suppressed trees compared to trees in other height classes. In summer 2008, no defoliation effect was observed, probably caused by high moisture conditions which resulted in much higher stomatal conductance values compared to 2007 (+55%). Under high humidity conditions, leaf specific hydraulic conductance does not constrain stomatal conductance, so the rate of CO₂ assimilation was probably at its maximum capacity, thus no photosynthesis increase was observed. The sugar content was similar for the 3 height classes compared to the control trees for the 2 measurement years, whereas SLA results suggested a decrease in sugar content of leaves for trees in the suppressed height class. This suggests that the defoliation effect occurred at the photosynthetic level rather than at the energetic level. This study demonstrated that trees can physiologically interact through root connections and should thus be considered in stand dynamics studies.

Key-words: *defoliation, aspen, suckers, photosynthesis, root link, specific leaf area*

2.3 Introduction

Traditionnellement, les arbres sont considérés comme des entités discrètes qui sont en compétition les uns avec les autres pour les ressources. Cette notion d'individualité est néanmoins remise en question pour certaines espèces dont les arbres peuvent partager des réseaux racinaires. Par exemple, plus de 150 espèces peuvent former des greffes racinaires (Bormann et Graham, 1966), qui sont l'union de racines d'arbres différents. Le mode de propagation peut également amener à un partage d'un système racinaire entre différents arbres, comme chez le peuplier faux-tremble (*Populus tremuloides* Michx.) qui se propage essentiellement par drageonnement (Frey *et al.*, 2003). En effet, après une perturbation majeure (feux, coupes, épidémies d'insectes, etc.), de nouveaux ramets (ou nouvelles tiges) vont se développer sur les racines du peuplement précédent, ce qui permet habituellement une régénération rapide des peuplements perturbés (Schier *et al.*, 1985). Les ramets vont ensuite alimenter le système racinaire parental, qui continuera à vivre et à inter-relier les arbres tout au long de leur vie (Desrochers et Lieffers, 2001a; 2001b).

Des arbres interconnectés peuvent partager des ressources à travers ces liens racinaires ; dans le cas d'arbres greffés, le système racinaire commun permet le transfert et le partage d'eau, de minéraux et d'hydrates de carbone (DeByle, 1964 ; Zahner et DeByle, 1965 ; Fraser *et al.*, 2006), ou encore de microorganismes et de pathogènes (Kuntz et Riker, 1955). Chez le peuplier faux-tremble régénéré par drageonnement, les liens racinaires permettent également aux ramets d'utiliser le système racinaire parental et ses ressources pour leur croissance initiale (Zahner et DeByle, 1965). L'accès aux ressources serait de plus facilité par la morphologie de la racine parentale, qui suggère une faible compétition entre les ramets connectés. En effet, le bois des ramets va s'aligner et développer la continuité vasculaire (formation d'un cambium et d'un système vasculaire secondaire) avec la partie distale de la racine mère, si bien que cette partie croît plus vite que la partie proximale (Brown, 1935). De plus, lorsque la partie distale de la racine parentale est coupée, la croissance des ramets est réduite de façon beaucoup plus importante que lorsque la partie proximale est coupée (Zahner et DeByle, 1965). La partie distale jouerait ainsi un rôle plus important pour la croissance des peupliers.

Les notions classiques de compétition pour l'accès aux ressources sont ainsi à revoir étant donné qu'un système racinaire communautaire permet le transfert et le partage de substances entre des arbres inter-reliés. Par exemple, lorsque des arbres appartenant à un système racinaire communautaire meurent, leur mort n'entraîne pas nécessairement une augmentation des ressources pour les autres car les racines restent vivantes et le sol continue d'être occupé (DesRochers et Lieffers, 2001a). Cela pourrait notamment expliquer les résultats contradictoires de l'effet de l'éclaircie observés chez le peuplier faux-tremble (Penner *et al.*, 2001). L'importance écologique des liens racinaires serait donc à considérer dans la dynamique de tels peuplements car si des arbres utilisent un système racinaire commun et partagent des ressources, ils pourraient potentiellement interagir et dépendre les uns des autres.

L'objectif de cette étude était de démontrer qu'un arbre pouvait influencer la physiologie d'un autre arbre grâce au lien racinaire qui les unit. Le système racinaire communautaire rendrait les arbres inter-reliés dépendants physiologiquement, en permettant par exemple le transfert d'hormones, ou encore en créant une interdépendance dans l'équilibre hydrique. De plus, lorsqu'un arbre subit un stress environnemental, les conséquences de ce stress pourraient se répercuter sur un arbre inter-relié non perturbé à cause du lien racinaire qui le rendrait tributaire de l'arbre touché. Ainsi, la première hypothèse est que la défoliation d'un ramet pourrait déclencher une réponse physiologique chez un ramet non défolié mais relié avec le ramet défolié par une racine. Elle se traduirait par exemple par la mise en place d'une photosynthèse compensatoire (Nowak et Caldwell, 1984) des feuilles du ramet non défolié, c'est-à-dire une augmentation de leur taux de photosynthèse par rapport à des feuilles d'un même âge d'un ramet dont le voisin n'a pas subi de défoliation. Cette photosynthèse serait nécessaire pour compenser la perte d'activité photosynthétique du ramet défolié. La seconde hypothèse est que cette réponse à la défoliation va dépendre de la taille des ramets défoliés et non défoliés. Étant donné que les ramets contribuent à assurer le maintien de la biomasse racinaire dans son ensemble, plus le déséquilibre entre la biomasse aérienne (feuilles) et la biomasse racinaire sera important, plus les arbres non défoliés devraient augmenter leur photosynthèse afin de compenser la perte d'activité photosynthétique des ramets défoliés. Si les ramets non défoliés ne sont pas capables d'augmenter leur photosynthèse afin d'assurer

une respiration racinaire plus élevée, cela pourrait avoir des conséquences importantes en termes de survie et de croissance pour l'ensemble des ramets inter-reliés. Afin de vérifier ces hypothèses, une expérience de défoliation sur des couples de jeunes peupliers faux-tremble inter-reliés par des racines parentales a été réalisée. Des paramètres physiologiques tels que la photosynthèse, la conductance stomatique et la concentration en sucres des feuilles ont été mesurés sur un peuplier dont le voisin avait été totalement défolié.

2.4 Matériels et méthodes

2.4.1 Sites d'étude

Les sites d'étude étaient localisés en forêt boréale (Amos, Québec, Canada). Deux sites ont été échantillonnés à l'été 2007 (site 1 : 48°N 46,528', 77°O 47,841' ; site 2 : 48°N 46,518', 77°O 47,496') ainsi qu'à l'été 2008 (site 3 : 48°N 44, 558', 77°O 49,715' ; site 4 : 48°N 46, 071', 77°O 48,720'). Les sites sont localisés sur la ceinture d'argile, qui résulte des dépôts laissés par les lacs glaciaires Barlow et Ojibway (Vincent et Hardy, 1977). La texture était argileuse et le type de sol était un luvisol gris (Canada Soil Survey Committee, 1998). L'épaisseur moyenne de la matière organique était d'environ 2 cm. Pour les 30 dernières années (1971-2000), les précipitations annuelles moyennes de la région ont été de 918 mm, avec une température annuelle moyenne de 1,2°C (Environnement Canada, 2009). Ces sites ont été choisis car ils présentaient chacun de jeunes peuplements de peuplier faux-tremble, après une coupe forestière, âgés de 4 ans. La densité estimée en ramets sur les 4 sites variait de 9 000 à 25 000 tiges à l'hectare, le pourcentage de recouvrement allant de 35 à 80%. D'autres essences avaient été plantées sur les sites, principalement du pin blanc (*Pinus strobus*) sur le site 2 et 4, du pin rouge (*Pinus resinosa*) sur le site 1 et 4 ainsi que de l'épinette blanche (*Picea glauca*) sur le site 3. De l'aulne (*Alnus sp.*) était présent sur le site 4.

2.4.2 Détection des ramets

Des couples de peuplier faux-tremble reliés par leur racine-mère ont été sélectionnés sur chaque site. Pour chaque couple, la racine reliant les deux ramets était facilement visible en creusant légèrement. Les ramets choisis devaient être en bonne santé, ne pas montrer de signes extérieurs de détérioration (par exemple au niveau des feuilles ou de la tige) et être relativement isolés des autres ramets (une distance d'au moins plus d'une hauteur d'arbre). À l'été 2007, 30 couples ainsi que 10 ramets témoins ont été sélectionnés sur les deux sites. À l'été 2008, 40 couples ont été sélectionnées sur le site 3 (10 d'entre-eux servant de témoins) et sur le site 4, 26 couples ont été sélectionnés dont 8 couples témoins. Les caractéristiques morphologiques des ramets ont été mesurées : la hauteur, le diamètre de la tige à la base, la distance séparant les ramets reliés (longueur de la racine) ainsi que le diamètre de la racine au

milieu des deux ramets. L'étude de la morphologie de la racine reliant les deux ramets permettait de savoir quel était celui placé distalement et proximement par rapport à l'arbre-mère (Brown, 1935). Les couples ont ensuite été classés selon la taille des ramets proximaux par rapport aux ramets distaux, en 3 classes :

- Codominante : les ramets distaux et les ramets proximaux avaient une taille similaire
- Dominante : les ramets proximaux avaient une taille supérieure aux ramets distaux
- Supprimée : les ramets proximaux avaient une taille inférieure aux ramets distaux

2.4.3 Mesures initiales

Une première mesure du taux de photosynthèse et de conductance stomatique a été faite avant la défoliation sur les ramets distaux et les témoins sur les sites 1 et 2. Deux prises de mesures ont été faites sur les sites 3 et 4. La photosynthèse et la conductance stomatique ont été mesurées à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge (CIRAS-2, PP Systems, Amesbury). La concentration en CO_2 de référence a été fixée à 350 ppm et le flux de CO_2 dans la chambre de mesure a été fixé à 300 ml m^{-1} . La source de lumière utilisée était la lumière naturelle. Le rayonnement photosynthétiquement actif (PAR), i.e. le rayonnement dont les longueurs d'ondes sont comprises entre 400 et 700 nm, était supérieure à $1500 \mu\text{mol.m}^2.\text{s}^{-1}$ lors des mesures. Les mesures ont été faites entre 9h et 13h, lors de journées ensoleillées avec une température atteignant normalement un maximum de 23-24°C. Les mesures ont été réalisées sur une feuille de chaque ramet (répétitions) à l'été 2007. Le choix des feuilles s'est fait visuellement, sur des jeunes feuilles approximativement du même âge placées sur une branche de la tige principale dans le 2/3 supérieur de la tige. Sur les sites 3 et 4, trois mesures ont été prises sur chaque ramet (pseudo-répliat) afin d'avoir une estimation de la variabilité de la photosynthèse et de la conductance stomatique au sein d'un même répliat.

2.4.4 Mesures suivant la défoliation

A l'été 2007, la photosynthèse et la conductance stomatique des ramets proximaux ont été mesurées après défoliation totale des ramets distaux (défoliation manuelle) à 13 reprises, les deux dernières mesures ayant été prises 32 et 36 jours après la défoliation. La photosynthèse et la conductance stomatique des ramets proximaux du site 3 et 4 à l'été 2008 ont été mesurées à 14 reprises, les deux dernières mesures ont été prises 26 et 27 jours après la

défoliation des ramets distaux. Les jours de mesure (discontinues) étaient dépendants des conditions climatiques, car les mesures ne pouvaient se faire que par temps ensoleillé.

2.4.5 Analyses en laboratoire

Les feuilles des ramets distaux, proximaux et des témoins ont été récupérées pour estimer la surface foliaire totale, la surface foliaire spécifique (SFS) et la concentration en sucres des feuilles. Les feuilles des ramets distaux ont été récoltées au début de l'été lors de la défoliation, alors que les feuilles des ramets proximaux et des témoins ont été récoltées à la fin de la période de mesures. La surface foliaire totale des feuilles a été mesurée avec un LICOR LI- 3100 Area Meter (LI-COR biosciences, Lincoln). Ensuite les feuilles ont été séchées pendant 72 h à 70°C et pesées afin d'en obtenir la masse sèche. La surface foliaire spécifique a été calculée en divisant la surface foliaire par la masse sèche des feuilles pour chaque ramet.

Les feuilles récupérées et séchées des ramets des 4 sites ont été utilisées pour en estimer la concentration en sucre solubles totaux (fructose, glucose, sucrose, etc.) selon la méthode de Chow et Landhäusser (2004). Pour chaque ramet un échantillon de feuilles a été broyé, puis 0,05 g de tissus ont été utilisés pour en extraire les sucres. L'extraction des sucres a été faite en chauffant les tissus dans de l'éthanol à 95°C au bain-marie. La concentration a été ensuite mesurée par colorimétrie en utilisant une solution phénol 2% et de l'acide sulfurique à 95%. L'absorbance a été lue à une longueur d'onde fixée à 490 nm avec un spectromètre (modèle DU 530, Beckman-Coulter, Fullerton). L'acide sulfurique pouvant hydrolyser des substances qui interfèrent avec la lecture de l'absorbance (ex. chlorophylle, pigments, lipides, etc.), une extraction pour chaque échantillon a été réalisée en parallèle sans utiliser la solution phénol afin de corriger les valeurs obtenues.

2.4.6 Analyses statistiques

Un modèle mixte linéaire (Pinheiro et Bates, 2000) a été utilisé afin de vérifier que les ramets distaux et proximaux avaient bien été catégorisés selon leur taille (diamètre et hauteur) et pour comparer la surface foliaire totale, la surface foliaire spécifique et la concentration en sucres des ramets distaux et proximaux des trois classes de hauteur. Le taux de photosynthèse et de conductance stomatique des ramets distaux des trois classes et des ramets témoins a

également été analysé à l'aide d'un modèle mixte linéaire. Cette approche permet de comparer les valeurs physiologiques pour chaque jour de mesure en fonction des trois classes (dominante, codominante et supprimée) par rapport aux témoins en tenant compte des mesures répétées. Les jours de prise de mesure et les classes de hauteur des ramets étaient les effets fixes du modèle. Les analyses ont été effectuées sur l'ensemble des données pour 2007 (site 1 et 2) et 2008 (site 3 et 4), les sites étant considérés comme des variables aléatoires. Les suppositions du modèle mixte (la normalité des résidus, l'homogénéité des variances et une distribution normale des effets aléatoires) ont été vérifiées. Puisque la température avait une forte influence sur la conductance stomatique, elle a été incluse dans les modèles comme covariable. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2007) et le seuil de significativité pour toutes les analyses a été fixé à $\alpha = 5\%$.

2.5 Résultats

Les couples sélectionnées à l'été 2007 et 2008 ont bien été catégorisés selon leur taille, étant donnée que les différences de taille étaient significatives pour les classes dominante et supprimée et non significatives pour la classe codominante (tableau 2.1).

Tableau 2.1

Caractéristiques morphologiques initiales des couples étudiés selon les classes des ramets non défoliés et défoliés des 4 sites de mesure. Les différences significatives entre les ramets non défoliés et défoliés au sein d'une classe sont représentés par deux astérisques (**), $\alpha = 5\%$

Classe	Site	Hauteur ramets non défoliés (cm)	Hauteur ramets défoliés (cm)	Diamètre ramets non défoliés (mm)	Diamètre ramets défoliés (mm)
Dominante	1&2	155,63**	118,26**	14,52**	11,01**
Codominante		147,7	144,53	13,94	12,78
Supprimée		105,19**	145,94**	9,63 **	13,62**
Dominante	3&4	161,11**	128,89**	10,78 **	8,67**
Codominante		187,14	188,28	13,86	13,29
Supprimée		130**	162,91**	6,36 **	9,36**

La défoliation des ramets distaux à l'été 2007 a eu pour effet d'augmenter la photosynthèse des ramets non défoliés (figure 2.1). Plus les ramets non défoliés étaient petits par rapport aux ramets défoliés, plus l'augmentation de la photosynthèse était importante. Les ramets de la classe supprimée présentaient des valeurs de photosynthèse supérieures à celle des ramets témoins aux jours 1, 2, 3, 5 ($p < 0,05$) ainsi qu'aux jours 13 et 32 ($p < 0,10$) après la défoliation (figure 2.1). Les ramets de la classe supprimée présentaient en moyenne une photosynthèse supérieure de 17% par rapport aux témoins, alors que pour les ramets codominants, l'augmentation était de 14% (figure 2.1). Les ramets de la classe dominante présentaient une augmentation de photosynthèse moyenne de 12% par rapport aux témoins, mais les valeurs étaient significativement supérieures seulement aux jours 1 ($p = 0,02$), 5 ($p = 0,01$) et 32 ($p = 0,02$) (figure 2.1).

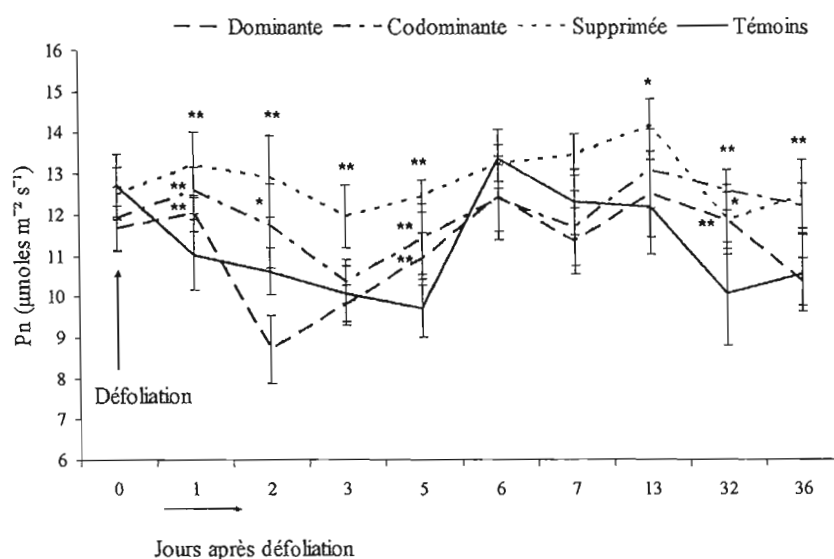


Figure 2.1 Évolution de la photosynthèse nette (P_n) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2007. Les différences significatives par rapport aux témoins sont représentées par deux astérisques (**), $\alpha = 5\%$. Les différences proches du seuil de significativité ($p < 0,10$) par rapport aux témoins sont représentées par un astérisque (*). Les barres d'erreurs représentent les erreurs-types à la moyenne.

Pour les mesures prises l'été 2008, la photosynthèse des ramets ne présentaient pas de différences par rapport aux témoins après la défoliation sur presque tout l'ensemble de la période de mesure (figure 2.2).

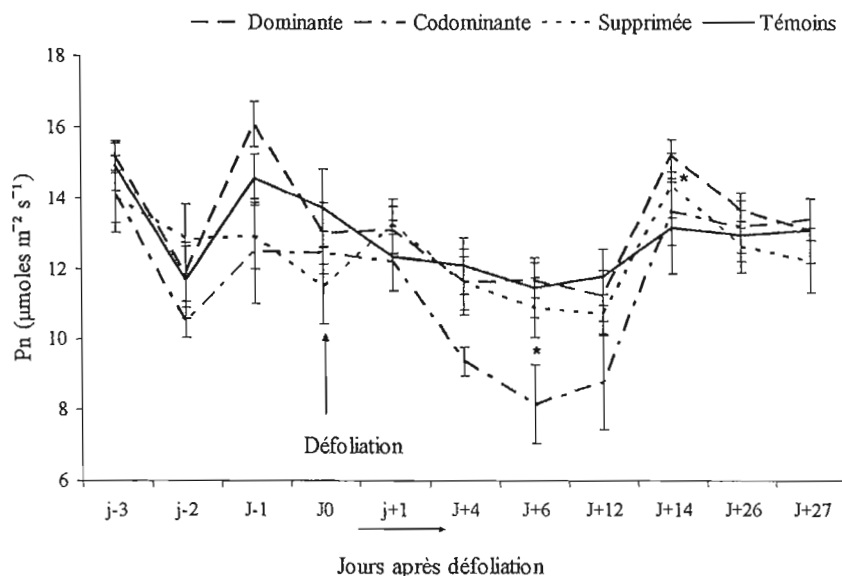


Figure 2.2. Évolution de la photosynthèse nette (P_n) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2008. Les différences proches du seuil de significativité ($p < 0,10$) par rapport aux témoins sont représentées par un astérisque (*). Les barres d'erreurs représentent les erreurs-types à la moyenne

Les valeurs de conductance stomatique des ramets pour les trois classes de taille et des témoins de l'été 2007 étaient comprises entre $155 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ et $381 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, alors que ces valeurs étaient comprises entre $358 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ et $685 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ à l'été 2008 (figure 2.3a et figure 2.3b). La conductance stomatique en 2008 était ainsi supérieure de 55% par rapport à 2007. Les ramets de la classe supprimée présentaient des valeurs de conductance stomatique inférieures de 3% par rapport aux témoins sauf aux jours 7 et 36 (figure 2.3a). Les ramets codominants présentaient également des valeurs de conductance stomatique inférieures de 3% par rapport aux témoins, aux jours 3 et 6 après la défoliation (figure 2.3a). Aucune différence de conductance stomatique n'a été observée entre les ramets dominants et les témoins sur l'ensemble de la période de mesure aux étés 2007 et 2008

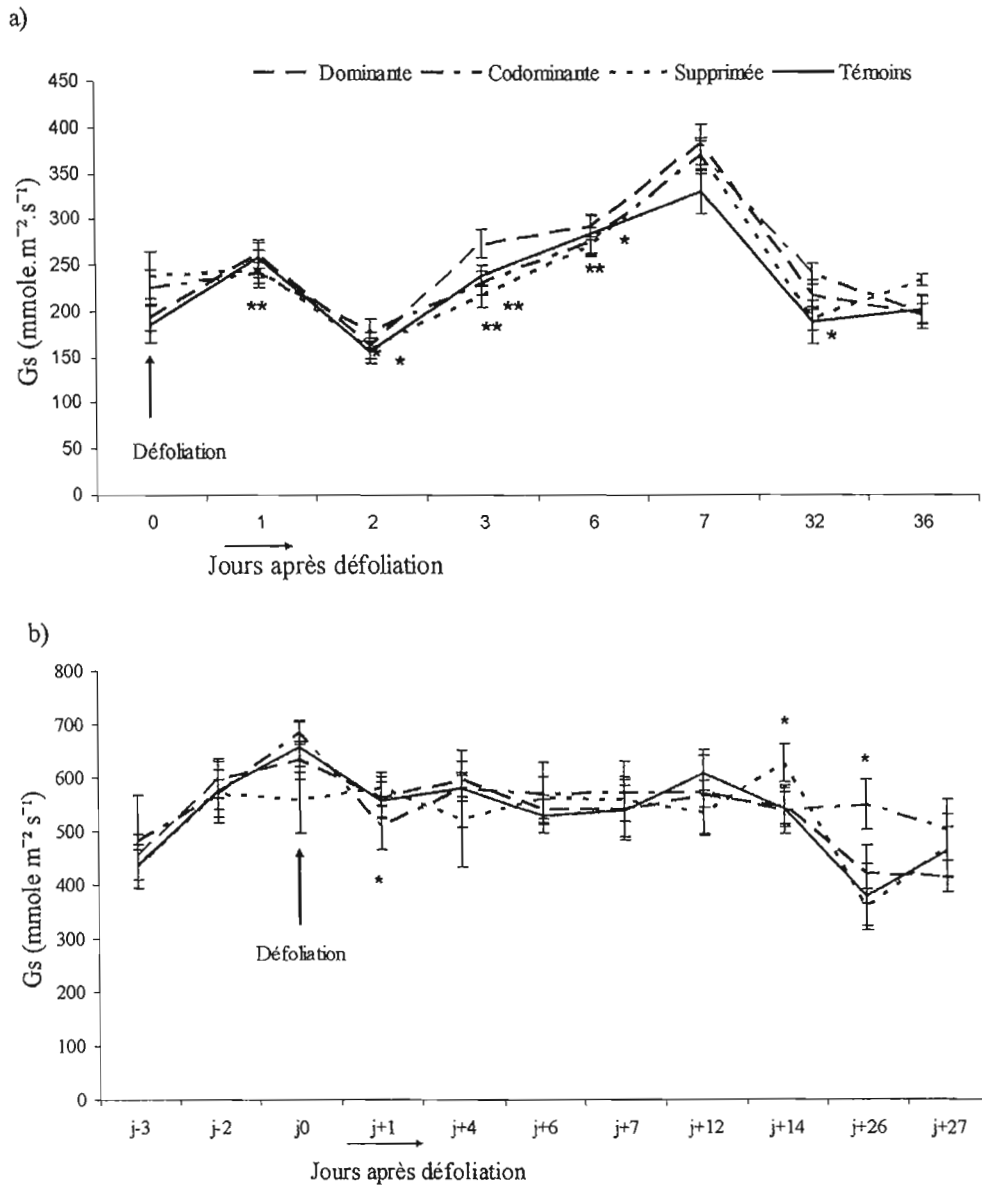


Figure 2.3. Évolution de la conductance stomatique (G_s) des ramets non défoliés et des témoins suite à la défoliation des ramets distaux à l'été 2007 (a) et à l'été 2008 (b). Les différences significatives par rapport aux témoins sont représentées par deux astérisques (**), $\alpha = 5\%$. Les différences proches du seuil de significativité ($p < 0,10$) par rapport aux témoins sont représentées par un astérisque (*). Les barres d'erreurs représentent les erreurs-types à la moyenne.

Même si au départ les couples de ramets étaient bien catégorisés selon leur taille (tableau 2.1), les ramets non défoliés de la classe codominante étudiés à l'été 2007 avaient une surface foliaire plus élevée à la fin de la période de mesure que les ramets défoliés ($p = 0,005$; figure 2.4a). Les résultats étaient similaires en 2008 pour les classes supprimées et dominantes, sauf qu'il n'y avait pas de différences pour la surface foliaire pour les ramets de la classe codominante (figure 2.4c). A l'été 2007, la concentration en sucres des feuilles des ramets non défoliés, prélevés à la fin de la période de mesure, était plus faible de 20% que les ramets défoliés au début de l'été pour la classe dominante ($p = 0,04$) et codominante ($p = 0,09$) (figure 2.4b). Les résultats étaient similaires en 2008 pour les ramets non défoliés dominants ($p < 0,001$) où la différence avec les ramets défoliés était de 26%. Les feuilles des ramets de la classe supprimée non défoliés avaient une concentration en sucre plus faible de 22% par rapport aux ramets défoliés ($p = 0,006$) (figure 2.4f). La même tendance fût observée pour les ramets de la classe codominante et pour les témoins.

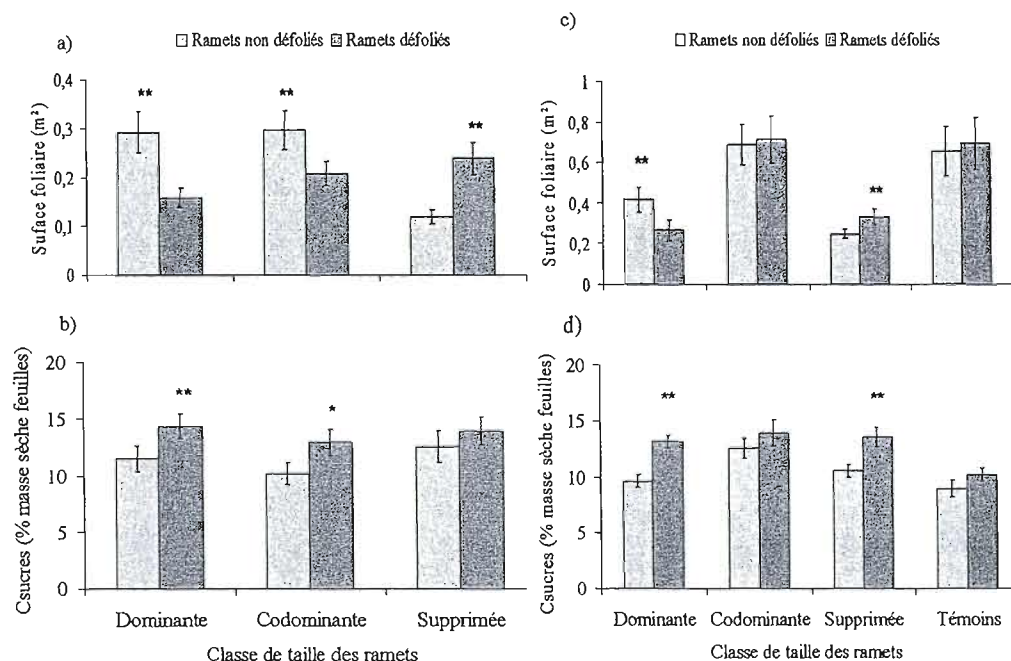


Figure 2.4. Comparaison de la surface foliaire et de la concentration en sucre des feuilles (Csucres) des ramets non défoliés et défoliés à l'été 2007 (a et b) et à l'été 2008 (c et d). Les différences significatives entre les ramets non défoliés et défoliés au sein d'une classe sont représentées par deux astérisques (**), $\alpha = 5\%$. Les différences proches du seuil de significativité ($p < 0,10$) sont représentées par un astérisque (*). Les barres d'erreurs représentent les erreurs-types à la moyenne.

A la fin de la période de mesure de l'été 2007, les ramets de la classe supprimée avaient une surface foliaire spécifique moyenne supérieure aux témoins (figure 2.5a) et l'effet de la défoliation sur la surface foliaire spécifique était de moins en moins important pour les classes codominante et dominante (figure 2.5a). A l'été 2008, seule la surface foliaire spécifique moyenne des ramets de la classe codominante était inférieure aux témoins (figure 2.5b).

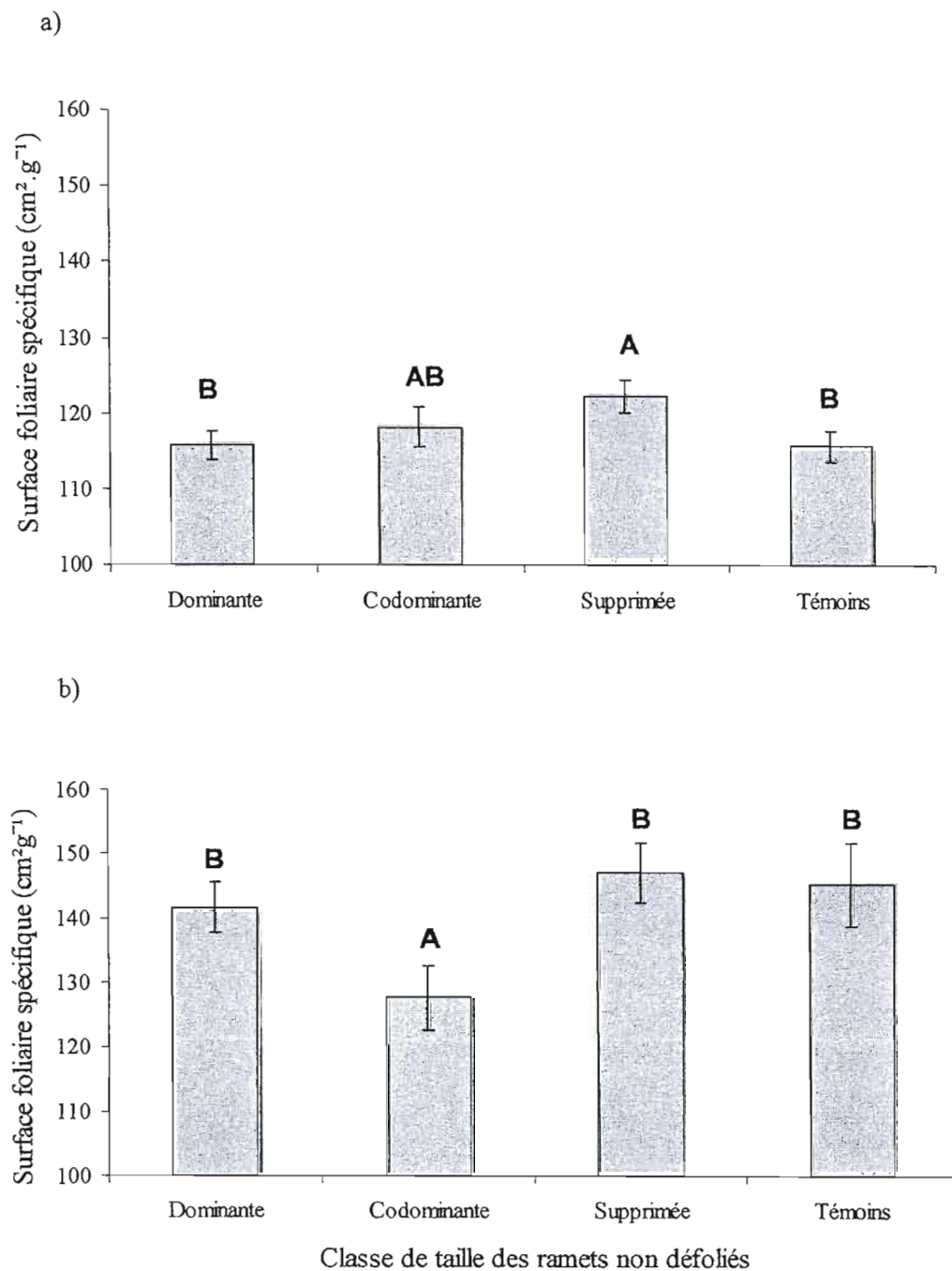


Figure 2.5. Surface foliaire spécifique moyenne des ramets non défoliés des 3 classes et des témoins à l'été 2007 (a) et à l'été 2008 (b). Les barres avec la même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 5\%$)

La concentration en sucres des feuilles des ramets non défoliés des trois classes n'étaient pas différentes à celle des témoins, à l'été 2007 et à l'été 2008 (figure 2.6a et figure 2.6b)

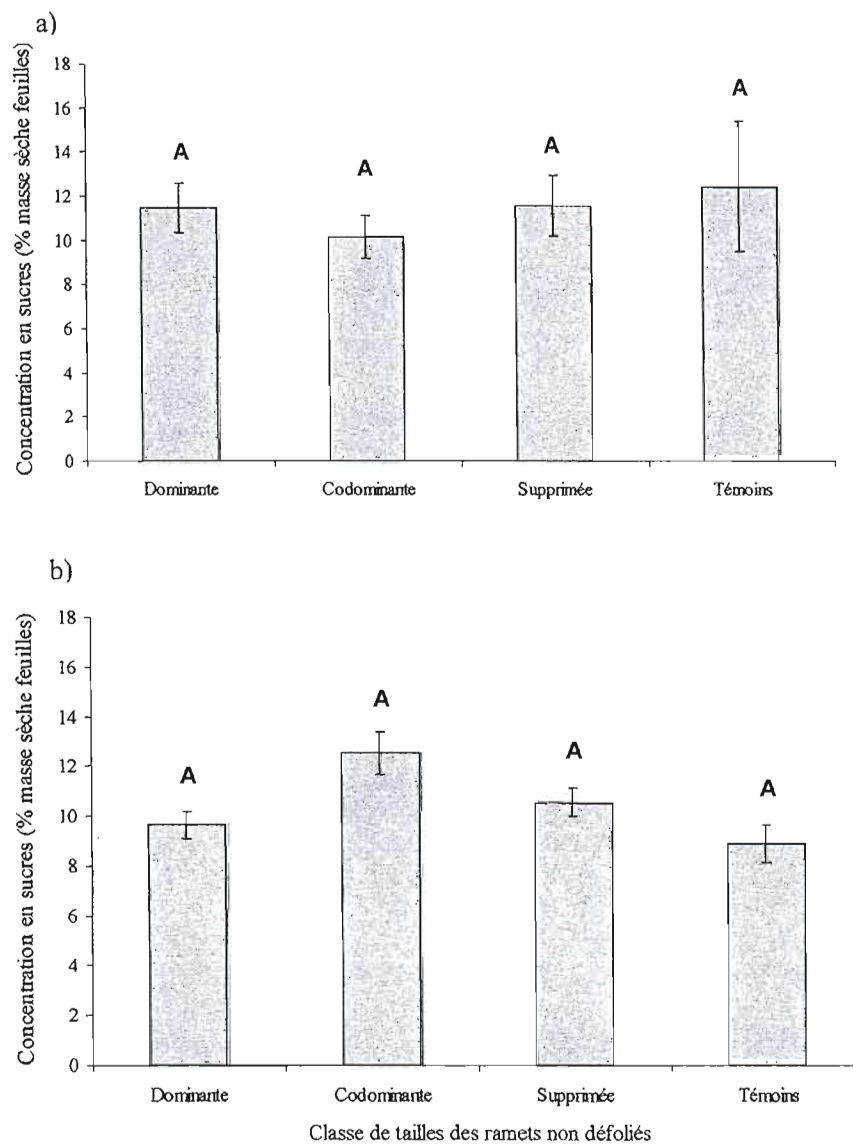


Figure 2.6. Concentration en sucres des feuilles des ramets non défoliés et des témoins à l'été 2007 (a) et 2008 (b). Les barres avec la même lettre ne sont pas significativement différentes ($\alpha = 5\%$)

2.6 Discussion

L'expérience a permis de démontrer qu'une photosynthèse compensatoire (Nowak et Caldwell, 1981) pouvait être induite rapidement chez un arbre non défolié grâce à un lien racinaire le reliant à un arbre défolié. Bien que la photosynthèse des ramets des trois classes de dominance ait augmenté suite à la défoliation du ramet inter-relié, l'effet de la défoliation a été plus important pour les ramets de la classe supprimée (figure 2.1). Ceci pourrait s'expliquer par le fait que puisque le système racinaire est commun, la photosynthèse des ramets qui y sont rattachés contribuent tous à l'alimenter en sucres pour combler les besoins en respiration de maintenance. En effet, comme les deux ramets participent à la croissance et à l'entretien de la partie racinaire, si un des ramets est défolié, le second ramet devrait par conséquent supporter une biomasse racinaire plus importante. Comme les racines ne font pas de photosynthèse, la biomasse racinaire représente un coût énergétique pour les arbres, ce pourquoi les jeunes peuplements issus du drageonnement doivent avoir une densité et une surface foliaire suffisamment élevées pour maintenir en vie le système racinaire du peuplement précédent (Desrochers et Lieffers, 2001b). La photosynthèse doit, par conséquent, produire assez de glucides qui serviront notamment à la croissance et à l'entretien de la partie racinaire. Plus la quantité de feuillage enlevée est importante, plus le feuillage restant devra compenser la perte d'activité photosynthétique du ramet défolié. Ainsi, il est normal que les ramets non défoliés de la classe supprimée (le ramet défolié était plus gros) aient une photosynthèse compensatoire plus élevée que les ramets non défoliés codominants et dominants. Eis (1972) avait d'ailleurs démontré, pour des pins blanc (*Pinus strobus*) greffés par les racines, que si un arbre dominant d'une union dominante/supprimée était coupé, l'arbre supprimé avait peine à compenser la perte de feuillage, puisque la quantité d'énergie produite était insuffisante pour en même temps maintenir sa biomasse aérienne et la biomasse racinaire des deux arbres. L'effet de la défoliation serait donc plus "coûteux" énergétiquement pour un ramet supprimé et sa réponse à la défoliation d'un ramet voisin plus importante que pour les autres classes à cause d'un déséquilibre biomasse aérienne/biomasse racinaire plus élevé.

Contrairement à 2007, les résultats de 2008 ne montraient pas d'effet après la défoliation dans le taux de photosynthèse des ramets non défoliés (figure 2.2). Ces résultats pourraient

être expliqués par les valeurs de conductance stomatiques très élevées comparées aux valeurs de 2007 (figures 2.3a et 2.3b). Dans des conditions climatiques normales, la conductance stomatique chez le peuplier faux-tremble est d'environ $318 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Hart *et al.*, 2000), alors qu'en 2008 celle-ci était comprise entre 350 et $700 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (figure 2.3b). Les conditions d'humidité étaient très différentes d'une année à l'autre; le total des précipitations sur les périodes de mesure s'élevait à 211,5 mm en 2008 contre 80,5 mm en 2007 (Environnement Canada, 2009). Hart *et al.* (2000), qui ont étudié la réponse de feuilles résiduelles à la défoliation partielle sur le peuplier faux-tremble, avaient également trouvé que sous un faible déficit de pression de vapeur (VDP) (c'est-à-dire de bonnes conditions d'humidité), la mise en place d'une photosynthèse compensatoire était difficilement observable à cause de la conductance hydraulique spécifique des feuilles qui ne réprimait pas la conductance stomatique. Par conséquent, la photosynthèse qui est fortement corrélée avec la conductance stomatique (Pessarakli, 2005), n'est également pas réprimée. La très forte conductance stomatique en 2008 permettait donc aux ramets d'avoir un taux de photosynthèse très élevé, si bien que même si une photosynthèse compensatoire s'était mise en place suite à la défoliation, elle n'était probablement pas observable car le taux d'assimilation du CO_2 aurait déjà atteint sa capacité maximum (Hart *et al.*, 2000). En conditions sèches, les stomates se ferment afin de réduire les pertes d'eau au niveau des feuilles, ce qui diminue l'influx de CO_2 . La conductance stomatique est plus faible et donc, par conséquent, le taux de photosynthèse diminue (Pessarakli, 2005). La défoliation a donc eu un effet plus important en 2007 lorsque l'humidité était plus faible qu'en 2008. En contre partie, si l'humidité avait été trop faible en 2007, il est possible qu'aucune augmentation des valeurs de photosynthèse n'ait été observée, car sous un fort VDP, la conductance stomatique diminue pour maintenir le potentiel hydrique foliaire au dessus du point de flétrissement (Hart *et al.*, 2000).

Les mécanismes intervenant dans l'augmentation de photosynthèse plus ou moins importante selon les classes ne semblent pas liés à une augmentation des propriétés hydriques foliaires car même si les ramets de la classe supprimée et codominante avaient un taux de photosynthèse supérieure aux témoins après la défoliation en 2007 (figure 2.1), leur conductance stomatique était plus faible (figure 2.3a). Contrairement à plusieurs études qui ont montré que suite à une

défoliation partielle une augmentation de la photosynthèse des feuilles résiduelles s'accompagnait d'une augmentation de la conductance stomatique (Heichel et Turner, 1983 ; Ovaska *et al.*, 1992 ; Reich *et al.*, 1993 ; Pataki *et al.*, 1998), les résultats de la conductance stomatique en 2007 ont montré une tendance inverse. Alors comment expliquer une augmentation du taux de photosynthèse des ramets non défoliés alors qu'une diminution de la conductance stomatique a été observée ? Un des mécanismes qui pourrait intervenir dans l'augmentation du taux de photosynthèse pourrait être expliqué par la surface foliaire spécifique (SFS) mesurée en 2007 sur les ramets non défoliés. Comme pour le taux de photosynthèse, plus les ramets défoliés étaient grands par rapport aux ramets non défoliés, et plus la défoliation a eu pour effet d'augmenter la surface foliaire spécifique des ramets non défoliés (figure 2.5a).

La surface foliaire spécifique est reconnue comme un des attributs fonctionnels les plus importants des plantes (Lambers *et al.*, 1998). Elle est déterminée conjointement par la densité et l'épaisseur de la feuille (Witkowski et Lamont, 1991). Ainsi, une augmentation de la surface foliaire spécifique se traduit premièrement par une augmentation de la surface de la feuille par unité de masse sèche, ce qui permet de diminuer l'atténuation de la lumière dans la feuille (Shipley, 2006). Une augmentation de la surface foliaire spécifique se traduit également par une diminution de la densité des tissus foliaire et une augmentation de la concentration en eau des feuilles, la teneur en eau étant le paramètre le plus important qui détermine la SFS (Shipley, 1995). L'eau des feuilles est principalement localisée dans les cytoplasmes des cellules, qui contient notamment les nutriments et les enzymes responsables de la photosynthèse. Ainsi, une augmentation de la SFS conduit à une augmentation des composants cytoplasmiques tel que l'azote, qui est habituellement bien corrélé avec la SFS (Garnier *et al.*, 1999 ; Shipley et Lechowicz, 2000). Une augmentation de la concentration en azote peut causer une augmentation de la synthèse de chlorophylle (Liu et Dickmann, 1996) et par conséquent, une augmentation du taux de photosynthèse (Field et Mooney, 1986 ; Reich *et al.*, 1995 ; Feng *et al.*, 2008). Il semble donc que la défoliation ait eu pour effet d'augmenter les compétences photosynthétiques des ramets non défoliés en 2007. La surface foliaire spécifique mesurée en 2008 ne permet cependant pas de confirmer les mesures de 2007 (figure 2.5b). Ce résultat pourrait être expliqué par le fait que les ramets non défoliés

avaient déjà un taux de photosynthèse très élevé à cause de leur conductance stomatique (figure 2.3b). Par conséquent, il n'était pas nécessaire d'augmenter les compétences photosynthétiques car le taux d'assimilation était probablement déjà à son maximum. De plus, la surface foliaire spécifique des ramets témoins en 2008 était plus élevée qu'en 2007 (figures 2.5a et 2.5b), ce qui confirme cette meilleure compétence photosynthétique des ramets en 2008.

Une surface foliaire spécifique élevée peut également refléter une faible concentration en sucres au niveau des feuilles (Meziane et Shipley, 2001). La défoliation n'a pourtant pas eu d'effet sur la concentration en sucres des feuilles des ramets non défoliés (figures 2.6a et 2.6b), ce qui nous permet de conclure que la défoliation n'a pas eu d'effet direct au niveau énergétique des feuilles. Plusieurs hypothèses pourraient expliquer ce résultat. Premièrement, la photosynthèse compensatoire mise en place était probablement suffisante pour produire les glucides supplémentaires nécessaires au maintien des processus physiologiques du système ramet défolié/ramet non défolié sans que la défoliation n'ait un effet négatif sur la concentration en sucre des feuilles. La concentration en sucre des feuilles n'a d'ailleurs pas augmenté, car les sucres produits ont probablement été utilisés pour le maintien du système racinaire. Cela pourrait s'expliquer par le fait que les ramets n'utilisent pas les feuilles pour entreposer les réserves de sucres. Landhäusser et Lieffers (2003) avaient montré que les réserves en sucres utilisées au moment de l'apparition des feuilles chez le peuplier faux-tremble étaient principalement celles au niveau des branches de l'arbre, puis au niveau de la souche ou des racines. De plus, si une défoliation partielle intervenait seulement sur une année de croissance (comme dans la présente étude), la défoliation avait peu d'effet sur les réserves en sucres des racines (Reichenbacker *et al.*, 1996). Plusieurs années de défoliation seraient ainsi nécessaires pour observer un effet sur la concentration en sucres au niveau des feuilles. La concentration en sucres aux niveaux de feuilles est normalement très élevée au cours de l'été (17% de masse sèche de feuilles) et début septembre, lors de leur abscission, la concentration en sucres reste élevée (14% de masse sèche) (Landhäusser et Lieffers, 2003). Des résultats similaires ont été trouvés dans la présente étude (figures 2.4b et 2.4d), les ramets non défoliés ayant une concentration en sucres plus faible que les ramets défoliés au

début de l'été. De plus, l'effet de la défoliation sur le ramet non défolié s'est peut être estompé au cours de l'été, les feuilles ayant été récoltées un mois après la défoliation.

Des mécanismes autres que la mise en place d'une photosynthèse compensatoire pourraient se mettre en place à la suite d'une défoliation partielle chez le peuplier faux-tremble. Bassman et Dickman (1982) avaient noté que les feuilles nouvellement produites avaient une surface foliaire plus importante de 43% par rapport aux feuilles défoliées, ou encore une augmentation de la surface foliaire des branches latérales (Bassman et Zweir, 1993). Dans notre étude, les ramets non défoliés de la classe codominante à l'été 2007 avaient une surface foliaire totale statistiquement plus élevée que les ramets défoliés (figure 2.4a) alors qu'ils étaient similaires au début de l'expérience (tableau 2.1). Ce résultat pourrait possiblement signifier que les ramets non défoliés avaient produit de nouvelles feuilles durant cette période de temps, ce qui a en effet été observé (M. Baret, observation personnelle). La différence de hauteur entre les ramets non défoliés et défoliés de la classe dominante et supprimée ne permettait cependant pas d'observer cette tendance (tableau 2.1).

2.7 Conclusion

Les arbres qui partagent un système racinaire peuvent interagir physiologiquement. Nous avons démontré qu'un stress environnemental touchant un arbre pouvait avoir un effet sur un arbre relié. L'effet du stress n'est pas forcément néfaste sur un arbre relié, en témoigne une augmentation de la surface foliaire spécifique observée sur les ramets non défoliés de la présente étude. La surface foliaire spécifique élevée a permis d'avoir une meilleure efficacité photosynthétique et ainsi de compenser la perte des feuilles de l'arbre défolié. Le lien racinaire permettrait ainsi au système de répondre à un stress environnemental en temps qu'unité de réponse et non à l'échelle de l'individu. Jusqu'à un certain niveau de stress, le lien racinaire pourrait tempérer les conséquences physiologiques de ce stress. Cependant, si trop d'arbres étaient touchés le lien pourrait accélérer la mort du peuplement, si les arbres résiduels devaient fournir trop d'énergie par rapport à leur capacité photosynthétique pour assurer le maintien du système. Cela pourrait remettre en question des traitements sylvicoles comme l'éclaircie commerciale ou précommerciale qui ont notamment pour but d'augmenter la disponibilité des nutriments aux arbres résiduels (Smith *et al.*, 1997). Un système racinaire communautaire diminuerait les effets de l'éclaircie car les souches des arbres coupés pourraient avoir accès aux ressources des arbres résiduels et ainsi rester en vie. Des mesures de concentration en azote, en chlorophylle ou encore en RubisCo des feuilles permettraient d'affiner l'étude et de déterminer à quel niveau physiologique précis l'effet de la défoliation intervient.

2.8 Bibliographie

- Bassman, J.H. et D.I. Dickmann. 1982. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus×euramericana* plants. I. Photosynthetic physiology, growth, and dry weight partitioning. *Forest Science*, vol. 28, p. 599-612.
- Bassman, J.H., et J.C. Zweir. 1993. Effect of partial defoliation on growth and carbon exchange of two clones of young *Populus trichocarpa* Torr. & Gray. *Forest Science*, vol. 39, p. 419-431.
- Bormann, F.H. et B.F.Jr. Graham. 1966. Natural root grafts. *The Botanical Review*, vol. 32, p. 255-292.
- Brown, A.B. 1935. Cambial activity root habit and sucker shoot development in two species of poplar. *New Phytologist*, vol. 34, p. 163-179.
- Canada Soil Survey Committee. 1998. *The Canadian System of Soil Classification*. Ottawa (ON): NRC Research Press, 187 p.
- Chow, P.S., et S.M. Landhäusser. 2004. A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiology*, vol. 24, p. 1129-1136.
- DeByle, N.V. 1964. Detection of functional intracolonial aspen root connections by tracers and excavation. *Forest Science*, vol. 10, p. 386-396.
- DesRochers, A. et V.J. Lieffers. 2001a. The coarse-root system of mature aspen (*Populus tremuloides*) in declining stands in Alberta, Canada. *Journal of Vegetation Science*, vol. 12, p. 355-360.
- DesRochers, A. et V.J. Lieffers. 2001b. Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, p. 1012-1018.
- Eis, S. 1972. Root Grafts and their Silvicultural Implications. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 2, p. 111-120.
- Environnement Canada. 2009. Données climatologiques du Canada. Normales climatiques au Canada 1971-2000. Station météorologique de Val d'Or. Canadian Climate Program, Ottawa, Ont., Canada. URL: <http://www.ec.gc.ca/>
- Feng, Y.U., G.L. Fu et Y.U. Zheng. 2008. Specific leaf area relates to differences in leaf construction cost, photosynthesis, nitrogen allocation, and use efficiencies between invasive and noninvasive alien congeners. *Planta*, vol. 228, p. 383-390.
- Field, C., et H.A. Mooney. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants. *In: On The Economy of Plant Form and Function*, sous la dir. de T. J. Givnish. Cambridge: Cambridge University Press, 717 p.

- Fraser, E.C., V.J. Lieffers et S.M. Landhäusser. 2006. Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, vol. 26, no 8, p. 1019-1023.
- Frey, B.R., V.J. Lieffers, S.M. Landhäusser, P.G. Comeau et K.J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, p. 1169-1179.
- Garnier, E., J.L. Salager, G. Laurent et L. Sonié. 1999. Relationships between photosynthesis, nitrogen and leaf structure in 14 grass species and their dependence on the basis of expression. *New Phytologist*, vol. 143, p. 119-129.
- Hart, M., E.H. Hogg et V.J. Lieffers. 2000. Enhanced water relations of residual foliage following defoliation in *Populus tremuloides*. *Canadian Journal of Botany*, vol. 78, p. 583-590.
- Heichel, G.H. et N.C. Turner. 1983. CO₂ assimilation of primary and regrowth foliage of red maple and red oak: response to defoliation. *Oecologia*, vol. 57, p. 14-19.
- Kuntz, J.E. et A.J. Riker. 1955. The use of radioactive isotope to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients and disease inducing organisms. *In: Proceedings International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy*. New York (USA), p. 141-146.
- Lambers H., F.S.III Chapin et T. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Berlin: Springer Verlag, 540 p.
- Liu, Z., et D.I. Dickmann. 1996. Effects of water and nitrogen interaction on net photosynthesis, stomatal conductance, and water-use efficiency in two hybrid poplar clones. *Canadian Journal of Botany*, vol. 97, p. 507-512.
- Landhäusser, S.M. et V.J. Lieffers. 2003. Seasonal changes in carbohydrate reserves in mature northern *Populus tremuloides* clones. *Trees: Structure and Function*, vol. 17, p. 471-476.
- Meziane, D., et B. Shipley. 2001. Direct and indirect relationships between specific leaf area, leaf nitrogen and leaf gas exchange. Effects of irradiance and nutrient supply. *Annals of Botany*, vol. 88, p. 915-927.
- Nowak, R.S. et M.M. Caldwell. 1984. A test of compensatory photosynthesis in the field: implications for herbivory tolerance. *Oecologia*, vol. 61, p. 311-318.
- Ovaska, J., M. Walls et P. Mutikainen. 1992. Changes in leaf gas exchange properties of cloned *Betula pendula* saplings after partial defoliation. *Journal of Experimental Botany*, vol. 43, p. 1301-1307.

- Pataki, D.E., R. Oren et N. Phillips. 1998. Responses of sapflux and stomatal conductance of *Pinus taeda* L. trees to stepwise reductions in leaf area. *Journal of Experimental Botany*, vol. 49, p. 871-878.
- Penner, M., C. Robinson et M. Woods. 2001. The response of good and poor aspen clones to thinning. *Forestry Chronicle*, vol. 77, no 5, p. 874-884.
- Pessarakli, M. 2005. *Handbook of Photosynthesis*. Boca Raton (USA): CRC Press, 928 p.
- Pinheiro, J.C., et D.M. Bates. 2000. *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Berlin: Springer Verlag, 528 p.
- Reich, P.B., M.B. Walters, S.C. Krause, D.W. Vanderklein, K.F. Raffa et T. Tabone. 1993. Growth, nutrition and gas exchange of *Pinus resinosa* following artificial defoliation. *Trees: Structure and Function*, vol. 7, p. 67-77.
- Reich, P.B., B.D. Kloeppel, D.S. Ellsworth et M.B. Walters. 1995. Different photosynthesis-nitrogen relations in deciduous hardwood and evergreen coniferous tree species. *Oecologia*, vol. 104, p. 24-30.
- Reichenbacher, R.R., R.C. Schultz et E.R. Hart. 1996. Artificial defoliation effect on *Populus* growth, biomass production and total nonstructural carbohydrate concentration. *Environmental Entomology*, vol. 25, p. 632-642.
- Schier, G.A., J.R. Jones et R.P. Winokur. 1985. Vegetative regeneration. *In*: *Aspen: Ecology and Management in the Western United States*, sous la dir. de N. V. DeByle et R. P. Winokur, p. 29-33. Fort Collins (Colorado): United States Department of Agriculture.
- Smith, D. M., B.C. Larson, M.J. Kelty et P.M.S. Asthon. 1997. *The practice of silviculture: Applied forest ecology*. New York (USA): John Wiley and Sons, 560 p.
- Shipley, B. 1995. Structured interspecific determinants of specific leaf area in 34 species of herbaceous angiosperms. *Functional Ecology*, vol. 9, p. 312-319.
- Shipley, B. 2006. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*, vol. 20, p. 565-574.
- Shipley, B., et M.J. Lechowicz. 2000. The functional coordination of leaf morphology and gas exchange in 40 wetland plant species. *Ecoscience*, vol. 7, p. 183-194.
- Vincent, J.S. et L. Hardy. 1977. L'évolution et l'extension des lacs glaciaires Barlow et Ojibway en territoire québécois. *Géographie physique et Quaternaire*, vol. 31, p. 357-372.
- Witkowski, E.T.F. et B.B. Lamont. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, vol. 88, p. 486-493.

Zahner, R. et N.V. DeByle. 1965. Effect of pruning the parent root on growth of aspen suckers. *Ecology*, vol. 46, p. 373-375.

2.9 Remerciements

Nous tenons à remercier le CRSNG pour le financement, les aides de terrain Francesca Audet-Gagnon, André-Anne Gagnon, Nadine Guénette, Camille Morin, Philippe Larchevêque, Benjamin Terrier ainsi que Marc Mazerolle pour ses conseils en statistiques.

CHAPITRE III

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le partage d'un système racinaire communautaire est un thème qui a reçu peu d'attention ces dernières années, alors que leur signification écologique pourrait avoir des répercussions sur la dynamique des peuplements, la succession ou encore l'effet des traitements sylvicoles des peuplements où les arbres sont inter-reliés. Bien que les premières études décrivant la présence de greffes racinaires entre différents arbres datent du début du 20^{ème} siècle (Page, 1927 ; Larue, 1934), leur importance écologique a commencé à être abordée dans les années 60-70 (Bormann et Graham, 1966 ; Eis, 1972), pour ensuite ne plus recevoir d'attention. Dans le cas du peuplier faux-tremble, les différents facteurs qui initialisent et favorisent le drageonnement sont bien documentés (Frey *et al.*, 2003). Cependant les relations complexes qui pourraient intervenir entre les ramets reliés par leurs racines n'ont pas été abordées. Il est maintenant admis que des arbres inter-reliés peuvent partager les ressources racinaires, ou encore de se transférer des substances via ce système (Kuntz et Riker, 1955 ; Stone et Stone, 1955 ; DeByle, 1964 ; Zahner et DeByle, 1965 ; Fraser *et al.*, 2006). Si des arbres partagent des ressources, ils peuvent potentiellement interagir entre eux. Dans cet ordre d'idée, la présente étude visait à déterminer si un arbre pouvait effectivement affecter la physiologie d'un autre à travers un lien racinaire. En défoliant un arbre, il a été démontré que le stress appliqué se répercutait sur un autre arbre, relié au premier par la racine parentale. La mise en place d'une photosynthèse compensatoire des ramets non défoliés permet donc de compenser la perte d'activité photosynthétique des ramets défoliés, afin notamment de rééquilibrer le rapport tige/racine. Nous avons également démontré que plus le déséquilibre biomasse aérienne/biomasse racinaire était important, plus la photosynthèse compensatoire chez les ramets non défoliés mise en place après la défoliation était élevée. Les arbres qui partagent un système racinaire dépendent donc les uns des autres, le stress appliqué à un arbre se répercutant sur un autre n'ayant pas directement subi le stress. La notion de l'individualité des arbres est donc complètement à revoir pour des peuplements dont les arbres sont interconnectés par les racines. Contrairement à un arbre « indépendant », les conséquences

d'une perturbation sur la survie et la croissance de l'arbre pourraient être réduites si d'autres arbres interconnectés peuvent lui fournir les ressources nécessaires : des relations de type « coopération » pourraient donc se mettre en place, si les arbres non perturbés peuvent « aider » les arbres touchés par notamment une augmentation de leurs compétences physiologiques. D'un autre côté, si trop d'arbres étaient touchés, le partage d'un système racinaire pourrait devenir plutôt néfaste pour les arbres non perturbés : ils devraient fournir trop d'énergie pour assurer en même temps le maintien du système racinaire communautaire, leur croissance et leur survie. Les arbres perturbés pourraient puiser trop d'énergie, par conséquent la croissance ou même la survie des arbres non perturbés pourraient être affectées plus sévèrement que s'ils ne partageaient pas un système racinaire. D'ailleurs, il a été démontré par DesRochers et Lieffers (2001) que lorsque le nombre de drageons était insuffisant après perturbation, leur croissance était moins bonne et le système racinaire parental mourait en plus grande proportion que lorsque la densité de ramets était élevée.

Dans de tels peuplements, il semble donc que le système arbres/système racinaire réagit aux perturbations en tant qu'une unité de réponse, et non à l'échelle d'arbres individuels. On pourrait ainsi considérer les arbres inter-reliés comme un seul individu, composé de plusieurs branches qui interagiraient entre elles. En fonction notamment des classes de dominance de ces différentes branches, le partage d'un système racinaire pourrait être bénéfique ou néfaste en termes de survie et de croissance des différents arbres. Par exemple, le système serait capable d'apporter les ressources nécessaires à un arbre moins vigoureux que les autres ou au contraire, si un arbre dominant par rapport aux autres est touché par un stress environnemental, le lien racinaire pourrait accélérer la mort du peuplement entier ou le bris des liens racinaires de ses voisins les plus faibles car les coûts en respiration de la biomasse de l'arbre touché puiseraient plus rapidement les ressources.

Dans la présente étude, la mise en place d'une photosynthèse compensatoire s'est faite très rapidement (après seulement une journée après la défoliation pour les ramets supprimés) : le système serait donc dynamique, capable de réagir très vite face à une perturbation. Si les arbres pouvaient s'envoyer des signaux, par exemple via des métabolites secondaires, cela permettrait de contrôler et de maintenir l'équilibre du peuplement. Par exemple, les auxines produites par un grand ramet pourraient se transmettre aux ramets voisins et ralentir leur

croissance (dominance apicale), et ainsi accélérer le processus d'auto-éclaircie de ces peuplements. De même, dans un peuplement ayant subi une épidémie d'insectes, la production de métabolites secondaires produits par les premiers arbres touchés pourraient en enclencher la production chez les arbres encore non affectés.

La dynamique des peuplements partageant un système racinaire pourrait donc être complexe, et devrait avoir des répercussions sur les techniques d'aménagement des forêts. Par exemple, le partage d'un système racinaire pourrait être une des raisons qui explique les résultats contradictoires suite à certains traitements sylvicoles tels que l'éclaircie chez le peuplier faux-tremble. Certains auteurs ont trouvé des résultats bénéfiques de l'éclaircie commerciale ou pré-commerciale chez le peuplier faux-tremble (Hubbard, 1972 ; Perala, 1977), alors que d'autres tentent d'expliquer l'absence de réponse par des « effets clonaux » (Penner *et al.*, 2001). Dans un premier temps, les aménagistes devraient tenir compte du système racinaire communautaire et des conséquences qui en découlent ; si les souches et racines restantes après l'éclaircie puisent trop d'énergie des arbres résiduels ou encore si le système racinaire laissé sous terre est très important, il est normal de ne pas observer d'augmentation de croissance des arbres résiduels. Il faudrait essayer d'estimer la biomasse racinaire et aérienne, ainsi que les relations de dominance entre les différents arbres, puisque que des différences pour le rapport biomasse aérienne/biomasse racinaire pourrait être observé selon les différences clonales des peuplements, certains d'entre eux pouvant avoir un système racinaire plus développé que d'autres selon la variabilité génétique.

Les mécanismes possibles qui se mettent en place après une perturbation restent à préciser. Dans la présente étude, l'augmentation de la photosynthèse mesurée semble être due à une surface foliaire spécifique plus élevée des ramets non défoliés après la défoliation. La concentration en azote foliaire étant fortement corrélée avec la surface foliaire spécifique, un dosage des composés azotés des feuilles, tel que la RubisCo et la chlorophylle, permettrait d'affiner l'étude.

3.1 Bibliographie

- Bormann, F.H. et B.F.Jr. Graham. 1966. Natural root grafts. *The Botanical Review*, vol. 32, p. 255-292.
- DeByle, N.V. 1964. Detection of functional intracloal aspen root connections by tracers and excavation. *Forest Science*, vol. 10, p. 386-396.
- DesRochers, A. et V.J. Lieffers. 2001. Root biomass of regenerating aspen (*Populus tremuloides*) stands of different densities in Alberta. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 31, p. 1012-1018.
- Eis, S. 1972. Root Grafts and their Silvicultural Implications. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 2, p. 111-120.
- Frey, B.R., V.J. Lieffers, S.M. Landhäusser, P.G. Comeau et K.J. Greenway. 2003. An analysis of sucker regeneration of trembling aspen. *Canadian Journal of Forest Research*, vol. 33, p. 1169-1179.
- Fraser, E.C., V.J. Lieffers et S.M. Landhäusser. 2006. Carbohydrate transfer through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, vol. 26, no 8, p. 1019-1023.
- Hubbard, J.W. 1972. Effects of thinning on growth and yield. *In: Proc. Aspen symposium, Report NC-1*, p. 126-130. St Paul (Minnesota): United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station.
- Kuntz, J.E. et A.J. Riker. 1955. The use of radioactive isotope to ascertain the role of root grafting in the translocation of water, nutrients and disease inducing organisms. *In: Proceedings International Conference on the Peaceful Uses of Atomic Energy*. New York (USA), p. 141-146.
- Page, F. S. 1927. Living stumps. *Journal of Forestry*, vol. 25, no 6, p. 687-690.
- Perala, D.A. 1978. Aspen sucker production and growth from outplanted root cuttings, Report NC-36. St Paul (Minnesota): United States Department of Agriculture, Forest Service, North Central Forest Experiment Station, 4 p.
- Penner, M., C. Robinson et M. Woods. 2001. The response of good and poor aspen clones to thinning. *Forestry Chronicle*, vol. 77, no 5, p. 874-884.
- La Rue, C.D. 1934. Root grafting in trees. *American Journal of Botany*, vol. 21, p. 121-126.
- Stone, J.E., et E.L. Stone. 1975. The communal root system of red pine: water conduction through root grafts to support shaded trees. *Tree Physiology*, vol. 26, no 8, p. 1019-1023.
- Zahner, R. et N.V. DeByle. 1965. Effect of pruning the parent root on growth of aspen suckers. *Ecology*, vol. 46, p. 373-375.